

FACTEURS BIOLOGIQUES INFLUENÇANT L'ASYMÉTRIE FLUCTUANTE
AU NIVEAU DES ANNEAUX DE CROISSANCE DES CORNES
DES MOUFLONS D'AMÉRIQUE (*Ovis canadensis*)

par

Stéphane C. Demers

mémoire présenté au Département de biologie en vue
de l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, août 1999



National Library
of Canada

Acquisitions and
Bibliographic Services

395 Wellington Street
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Bibliothèque nationale
du Canada

Acquisitions et
services bibliographiques

395, rue Wellington
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Your file Votre référence

Our file Notre référence

The author has granted a non-exclusive licence allowing the National Library of Canada to reproduce, loan, distribute or sell copies of this thesis in microform, paper or electronic formats.

The author retains ownership of the copyright in this thesis. Neither the thesis nor substantial extracts from it may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

L'auteur a accordé une licence non exclusive permettant à la Bibliothèque nationale du Canada de reproduire, prêter, distribuer ou vendre des copies de cette thèse sous la forme de microfiche/film, de reproduction sur papier ou sur format électronique.

L'auteur conserve la propriété du droit d'auteur qui protège cette thèse. Ni la thèse ni des extraits substantiels de celle-ci ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

0-612-56891-1

Le 25 août 1999, le jury suivant a accepté ce mémoire dans sa version finale.
date

Président-rapporteur: M. Jean-Marie Bergeron _____
Département de biologie

Membre: M. Marco Festa-Bianchet _____
Département de biologie

Membre: M. Bernard Colin _____
Département de mathématiques et d'informatique

SOMMAIRE

Un des plus importants objectifs de la conservation est d'identifier des populations sujettes aux stress avant que ceux-ci n'aient des effets nuisibles. Puisque l'asymétrie fluctuante est définie comme des petites variations aléatoires de la symétrie parfaite au niveau de structures bilatérales et que ces déviations aléatoires peuvent survenir à cause des variations individuelles dans l'habileté qu'a un individu de développer les deux côtés de son corps de façon identique suite à son exposition à un stress, elle fut alors proposée comme un outil pour évaluer le niveau de stress dans les populations naturelles.

Les effets des stress environnementaux et de l'âge sur le niveau d'asymétrie fluctuante observé sur les anneaux de croissance des cornes des mâles et l'impact de l'asymétrie sur la survie des individus ont été étudiés pour la population de mouflons d'Amérique (*Ovis canadensis*) de Ram Mountain, en Alberta, de 1972 à 1998. La théorie prédit que l'augmentation des stress amène une augmentation de l'asymétrie chez les individus et que cette dernière affecte négativement la longévité. Par conséquent, les objectifs de cette étude consistaient à identifier quels stress environnementaux avaient un impact sur le niveau d'asymétrie au niveau des anneaux de croissance des cornes des mouflons mâles, de vérifier si ces stress avaient toujours le même impact selon les années et de voir comment l'asymétrie variait selon l'âge de l'individu.

L'asymétrie fluctuante n'avait pas une relation significative avec un stress en particulier, probablement à cause de l'existence de plusieurs stress qui influencent simultanément le niveau d'asymétrie fluctuante chez un individu. De plus, les effets de certains stress ont pu être masqués par d'autres stress. Ceci corrobore l'idée que l'asymétrie fluctuante peut résulter de l'influence de différents stress sur la croissance des caractères physiques et que les effets combinés de plusieurs stress devraient avoir un impact plus important sur le niveau d'asymétrie que les effets de ces mêmes stress pris un à un.

Des analyses multidimensionnelles ont démontré que la densité de la population et la température lors de la formation de l'annulus affectent le niveau d'asymétrie fluctuante probablement à cause de l'influence de ces variables sur la disponibilité de nourriture pour chaque individu. De plus, une masse corporelle élevée est associée avec une diminution de l'asymétrie chez les individus âgés entre un et trois ans. Ceci suggère que l'asymétrie fluctuante représente un indice de la condition physique pour les individus particulièrement sensibles aux conditions du milieu. Finalement, le niveau d'asymétrie de chaque anneau de croissance augmente avec l'âge des individus entre 3 et 8 ans. Chez les mâles de 2 ans, la survie est corrélée négativement avec l'asymétrie fluctuante.

Aucune caractéristique environnementale à la naissance n'a eu d'influence sur le niveau d'asymétrie fluctuante à l'âge adulte. Ainsi, les conditions environnementales à la naissance affectent la condition physique et la survie de l'individu lors de la première année, mais elles ne semblent pas influencer directement la condition de l'individu une fois adulte. Comme la croissance de la corne est arrêtée pendant l'hiver et qu'un nouvel annulus se forme chaque année, il est plus probable que la communication intercellulaire lors de la formation de ce nouvel annulus soit affectée par les stress subis à ce moment plutôt que par des stress ayant eu lieu il y a quelques années.

Ainsi, il semble que le niveau d'asymétrie fluctuante pour les mouflons mâles de la population de Ram Mountain soit dépendant de la densité de population et de la température. Ces résultats rejoignent ceux obtenus par d'autres études pour soutenir que les conditions environnementales affectent la condition de l'individu selon son âge et selon sa capacité à leur faire face et qu'elles peuvent même mettre sa survie en péril. Finalement, il semble que l'asymétrie puisse être utilisée pour l'aménagement et le suivi des populations de mouflons d'Amérique. En gardant les populations à faible densité, les individus auraient moins d'asymétrie fluctuante, ils seraient en meilleure condition physique, ils auraient de plus longues cornes et la survie des juvéniles serait meilleure.

REMERCIEMENTS

Je désire remercier tout particulièrement mon directeur de recherche, Marco Festa-Bianchet, pour son aide et son soutien continus qu'il m'a apportés tout au long de ce projet de recherche. Je tiens aussi à remercier Bill Shipley et Bernard Colin pour leurs conseils et suggestions, ainsi que Jon Jorgenson, du service des ressources naturelles de la province de l'Alberta, pour m'avoir prêté la banque de données de Ram Mountain.

Je tiens également à remercier les membres du Groupe de Recherche en Écologie, Nutrition et Énergétique du département de biologie de l'Université de Sherbrooke qui ont fourni des commentaires sur ce projet. Un merci tout spécial à Mylène LeBlanc, Bruno Gallant et Denis Réale pour leur patience et leur travail méticuleux lors de la prise de données servant à vérifier les erreurs de mesure. Finalement, merci à tous ceux qui ont participé de près ou de loin à la saisie des données sur le terrain et à la réalisation de mon projet.

Ce projet fut réalisé grâce au soutien monétaire octroyé à Marco Festa-Bianchet par le Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie (CRSNG) et le Fonds pour la formation de Chercheurs et l'Aide à la Recherche (FCAR) et aussi par le service des ressources naturelles de l'Alberta. Finalement, des octrois de la Fondation "for North American Wild Sheep" à Jon Jorgenson et à Marco Festa-Bianchet ont permis la réalisation des saisons de terrain 1996 à 1998.

TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE	ii
REMERCIEMENTS	iv
TABLE DES MATIÈRES	v
LISTE DES TABLEAUX	viii
LISTE DES FIGURES	x
 CHAPITRE 1 - INTRODUCTION	 1
1.1 L'asymétrie fluctuante	1
1.2 Utilisation de l'asymétrie fluctuante en conservation	8
1.3 Facteurs affectant la stabilité du développement	10
1.3.1 Stress génétiques	11
1.3.2 Stress environnementaux	11
1.4 Objectifs	14
 CHAPITRE 2 - MATÉRIEL ET MÉTHODES	 20
2.1 L'espèce étudiée: le mouflon d'Amérique	20
2.2 L'aire d'étude et la population cible	22
2.3 Analyse de l'asymétrie fluctuante	24
2.3.1 Mesure d'erreurs	25
2.3.2 Asymétrie directionnelle	28
2.3.3 Déviation de la normalité (antisymétrie)	28
2.3.4 Taille dépendance de l'asymétrie fluctuante	30
2.4 Description des variables	31
2.4.1 Densité de population	31
2.4.2 Masse corporelle	31
2.4.3 Le climat	32

2.5	Analyse statistique	32
2.5.1	Effets des facteurs potentiels pris un à un	33
2.5.2	Effets combinés des stress	33
2.5.3	Impact de l'asymétrie sur la survie	34
2.5.4	Influence de l'âge sur l'asymétrie	34
2.5.5	Croissance compensatoire des annuli	35
CHAPITRE 3 - RÉSULTATS		36
3.1	Analyse de l'asymétrie fluctuante	36
3.1.1	Évaluation des erreurs de mesures	36
3.1.2	Asymétrie directionnelle	37
3.1.3	Déviation de la normalité (antisymétrie)	40
3.1.4	Taille dépendance de l'asymétrie fluctuante	40
3.1.5	Choix de l'indice pour l'asymétrie fluctuante	45
3.2	Cause de l'asymétrie fluctuante	48
3.2.1	Stress lors de la naissance (variables prises séparément)	48
3.2.2	Stress lors de la formation de l'annulus (variables prises séparément)	51
3.2.3	Effets combinés des stress à la naissance	58
3.2.4	Effets combinés des stress lors de la formation de l'annulus .	67
3.3	Relation entre l'asymétrie et la survie	73
3.4	Influence de l'âge sur l'asymétrie	75
3.5	Asymétrie fluctuante vs croissance compensatoire	79
CHAPITRE 4 - DISCUSSION		83
4.1	Impact des stress sur l'asymétrie fluctuante	84
4.2	Stress à la naissance de l'individu	85
4.3	Stress lors de la formation de l'annulus	86

4.4	Relation entre l'asymétrie et la survie	90
4.5	Influence de l'âge sur l'asymétrie fluctuante	92
4.6	Asymétrie compensatoire	94
4.7	Utilisation de l'asymétrie fluctuante en gestion et conservation des ressources	95
CONCLUSION		97
BIBLIOGRAPHIE		98

LISTE DES TABLEAUX

1.	Différents caractères morphologiques et organismes sur lesquels l'asymétrie fluctuante a été étudiée.	3
2.	Évaluation de l'effet des erreurs de mesures sur l'asymétrie pour la longueur et la circonférence de la base des annuli 2 à 8 des cornes des mouflons d'Amérique de la population de Ram Mountain, Alberta.	38
3.	Différence moyenne (\pm erreur type) en cm entre les côtés des annuli (droit - gauche) et statistiques du test sur la présence de l'asymétrie directionnelle au niveau des annuli 2 à 8 des mouflons d'Amérique à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998.	39
4.	Valeur de la symétrie g_1 (skewness) \pm l'erreur type (s_{g1}) de la distribution de la différence entre les côtés des annuli pour une population de mouflons d'Amérique située à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998.	41
5.	Valeur de l'aplatissement g_2 (kurtosis) \pm l'erreur type (s_{g2}) de la distribution de la différence entre les côtés des annuli pour une population de mouflons d'Amérique située à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998.	42
6.	Statistiques d'une régression linéaire vérifiant la dépendance de l'asymétrie absolue ($ D-G $) envers la taille moyenne du caractère parmi les mouflons d'Amérique mâles de Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998.	43
7.	Statistiques sommaires (moyenne \pm erreur type) de la symétrie de la longueur des annuli des cornes des mouflons d'Amérique de la population de Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998.	46
8.	Statistiques sommaires (moyenne \pm erreur type) de la symétrie au niveau de la circonférence de la base des annuli sur les cornes des mouflons d'Amérique de la population de Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998.	47

9.	Estimation des coefficients de la régression multiple où l'asymétrie fluctuante sur la longueur de l'annulus est expliquée par différents stress survenus l'année de la naissance de l'individu chez une population de mouflons d'Amérique située à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998.	61
10.	Estimation des coefficients de la régression multiple entre l'asymétrie fluctuante sur la base de l'annulus et les différents stress survenus lors de l'année de la naissance de l'individu chez une population de mouflons d'Amérique située à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998.	64
11.	Estimation des coefficients de la régression multiple où l'asymétrie fluctuante sur la longueur de l'annulus est expliquée par différents stress lors de la formation de l'annulus chez une population de mouflons d'Amérique située à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998.	68
12.	Estimation des coefficients de la régression multiple où l'asymétrie fluctuante sur la base de l'annulus est expliquée par différents stress lors de la formation de l'annulus chez une population de mouflons d'Amérique située à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998.	72
13.	Asymétrie fluctuante (moyenne \pm erreur type) au niveau de la longueur et de la circonférence de la base de l'annulus pour différentes classes d'âge de mouflons d'Amérique en relation avec la survie hivernale suivant la formation de l'annulus.	76
14.	Variation du niveau d'asymétrie fluctuante (moyenne \pm erreur type) en cm entre deux années consécutives pour le même individu chez les mouflons d'Amérique mâles de Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998.	78

LISTE DES FIGURES

1. Représentation de la corne d'un mouflon d'Amérique. Chaque segment équivaut à un annulus. La longueur du $x^{\text{ième}}$ annulus représente la croissance de la corne lors du $x^{\text{ième}}$ été de l'individu (ex. le 3^e annulus correspond à la croissance lors du 3^e été). 5

2. Nombre de femelles et de jeunes d'un an, en juin, dans la population de Ram Mountain, Alberta, entre 1972 et 1998. 23

3. Exemples de l'impact des erreurs de mesure sur l'asymétrie fluctuante pour des caractères mesurés. (a) asymétrie fluctuante créée artificiellement par les erreurs de mesure (e.m., \pm) sur des caractères ayant exactement la même longueur (b) amplification de l'asymétrie fluctuante par les erreurs de mesure: une combinaison de la "vraie" asymétrie fluctuante (AF, \pm) et des erreurs de mesure (e.m., \pm). D - caractère du côté droit, G - caractère du côté gauche. . . 26

4. Relation linéaire entre le logarithme de la variance de la différence entre les côtés et la longueur moyenne (cm) des caractères des mouflons d'Amérique mâles de Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (a) avec 2^e annulus; (b) sans 2^e annulus. 44

5. Relation entre l'asymétrie fluctuante (AF) et la densité de population lors de la naissance de l'individu pour une population de mouflons d'Amérique située à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (a) longueur de l'annulus; (b) circonférence de la base de l'annulus. 49

6. Relation entre l'asymétrie fluctuante (AF) et la masse corporelle (kg) de l'agneau au 15 septembre pour une population de mouflons d'Amérique située à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (a) longueur de l'annulus; (b) circonférence de la base de l'annulus. 50

7. Relation entre l'asymétrie fluctuante (AF) et la moyenne des précipitations (mm) lors de la naissance de l'individu pour une population de mouflons d'Amérique située à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (a) longueur; (b) circonférence de la base. 52

8.	Relation entre l'asymétrie fluctuante (AF) et la température moyenne (°C) à la naissance des individus pour une population de mouflons d'Amérique à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (a) longueur; (b) circonférence de la base. . . .	53
9.	Relation entre l'asymétrie fluctuante (AF) et la densité lors de la formation de l'annulus pour une population de mouflons d'Amérique à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (a) longueur; (b) circonférence de la base.	54
10.	Relation entre l'asymétrie fluctuante (AF) et le fait d'être un orphelin ou non chez une population de mouflons d'Amérique à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1985. (a) longueur; (b) circonférence de la base.	56
11.	Relation entre l'asymétrie fluctuante (AF) et la masse corporelle (kg) au 15 septembre de l'été de la formation de l'annulus chez des mouflons d'Amérique à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (a) longueur; (b) circonférence de la base.	57
12.	Relation entre l'asymétrie fluctuante (AF) et la moyenne des précipitations (mm) durant la formation de l'annulus chez les mouflons d'Amérique à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (a) longueur; (b) circonférence de la base.	59
13.	Relation entre l'asymétrie fluctuante (AF) et la température moyenne (°C) durant la formation de l'annulus chez des mouflons d'Amérique à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (a) longueur; (b) circonférence de la base.	60
14.	Impact de la température moyenne (°C) à la naissance de l'individu (15 mai au 15 juin) sur l'asymétrie fluctuante (AF) présente sur la longueur du 3 ^e annulus selon la densité de mouflons d'Amérique à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (Faible densité • et —, haute densité o et ---).	63
15.	Impact de la température moyenne (°C) à la naissance de l'individu (15 mai au 15 juin) sur l'asymétrie fluctuante (AF) présente au niveau de la circonférence de la base du 2 ^e annulus selon la densité de mouflons d'Amérique à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (Faible densité • et —, haute densité o et ---). . . .	65

16.	Impact des précipitations moyennes (mm) à la naissance de l'individu (15 mai au 15 juin) sur l'asymétrie fluctuante (AF) présente au niveau de la circonférence de la base du 2 ^e annulus selon la masse corporelle (kg) des mouflons d'Amérique à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (Petit agneau • et —, gros agneau o et ---).	66
17.	Impact de la température moyenne (°C) durant l'été de la formation de l'annulus sur l'asymétrie fluctuante (AF) présente au niveau de la longueur de l'annulus selon la densité des mouflons d'Amérique à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (a) 2 ^e annulus, (b) 3 ^e annulus, (c) 4 ^e annulus (Faible densité • et —, haute densité o et ---).	69
18.	Impact de la température moyenne (°C) durant l'été de la formation de l'annulus sur l'asymétrie fluctuante (AF) présente au niveau de la longueur de l'annulus selon la masse corporelle (kg) des mouflons d'Amérique à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (a) 2 ^e annulus, (b) 3 ^e annulus (Petit individu • et —, gros individu o et ---).	71
19.	Impact de la température moyenne (°C) durant l'été de la formation de l'annulus sur l'asymétrie fluctuante (AF) présente au niveau de la circonférence de la base de l'annulus selon la densité des mouflons d'Amérique à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (a) 2 ^e annulus, (b) 3 ^e annulus, (Faible densité • et —, haute densité o et ---).	74
20.	Relation entre le niveau d'asymétrie fluctuante (AF) et l'âge des mouflons d'Amérique de la population de Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (a) longueur de l'annulus, (b) circonférence de la base de l'annulus.	77
21.	Asymétrie fluctuante (AF) des mouflons d'Amérique de Ram Mountain, Alberta, qui sont décédés l'année suivant la formation de l'annulus, pour les années 1972 à 1998. (a) longueur de l'annulus, (b) circonférence de la base de l'annulus.	80
22.	Relation entre les différences en cm des côtés (D-G) du caractère pour deux années consécutives chez les mouflons d'Amérique mâles de Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998.	82

CHAPITRE 1

INTRODUCTION

1.1. L'asymétrie fluctuante

L'asymétrie fluctuante est définie comme des petites déviations aléatoires de la symétrie parfaite au niveau des structures bilatérales produites par un génome. Donc, en dehors de vrais problèmes génétiques comme tels, ces structures sont génétiquement programmées pour se développer d'une façon symétrique. Ces déviations aléatoires peuvent alors survenir à cause des variations individuelles dans l'habileté qu'a un individu de développer les deux côtés de son corps de façon identique suite à son exposition au stress environnemental (Van Valen, 1962; Palmer et Strobeck, 1986; Leary et Allendorf, 1989; Møller, 1990; Parsons, 1990). En d'autres mots, cela réfère à une accumulation de processus affectant la communication intercellulaire et leur taux de croissance ou de division (Palmer, 1994). Ces processus favorisent les différences phénotypiques subtiles que nous voyons par la suite entre les côtés. Conséquemment, l'asymétrie survient parce que les perturbations affectent, de façon indépendante, le côté droit ou gauche d'une paire de structures bilatérales (Palmer, 1996).

L'asymétrie fluctuante est basée sur trois suppositions intuitives. Premièrement, en l'absence de toutes perturbations intrinsèques (accidents aléatoires du développement, prédisposition génétique envers l'asymétrie) ou extrinsèques (environnementales), tout individu devrait être parfaitement symétrique. Deuxièmement, les systèmes biologiques ne peuvent pas logiquement atteindre une symétrie bilatérale parfaite même sous des conditions environnementales idéales. En effet, par hasard, un membre peut être un peu plus gros ou un peu plus petit que son homologue bilatéral. Si ces déviations sont aléatoires, indépendantes et additives pour chaque membre d'une paire de caractères, alors une distribution de fréquence de

la différence entre les membres droit et gauche pour un échantillon d'individus devrait approcher une distribution normale avec une moyenne nulle (asymétrie fluctuante idéale). Finalement, les systèmes biologiques ont la capacité de corriger les "accidents" durant le développement. Plus la capacité de correction, pour un retour à un développement idéal, est grande pour un ensemble de conditions environnementales, plus faible sera la variance de la différence entre les membres droit et gauche d'une paire bilatérale (Palmer et Strobeck, 1992).

Trois types d'asymétries bilatérales sont reconnus: l'asymétrie fluctuante, l'asymétrie directionnelle et l'antisymétrie. Par contre, seulement l'asymétrie fluctuante est considérée comme le reflet des perturbations du développement. D'ailleurs, c'est la seule forme d'asymétrie qui peut être considérée comme un indicateur utile du stress auquel les organismes sont sujets (Leary et Allendorf, 1989). L'asymétrie directionnelle a lieu lorsqu'il y a, de façon normale, un plus grand développement pour un côté du plan de symétrie que pour l'autre. Cette présence peut être détectée par la valeur moyenne du caractère qui diffère systématiquement entre les deux côtés (Van Valen, 1962; Leary et Allendorf, 1989). Le coeur des mammifères en est un bon exemple. L'antisymétrie se réfère à une situation apparente mais moins commune que les autres types d'asymétrie. Celle-ci se retrouve lorsque l'asymétrie est présente normalement mais que le côté ayant un plus grand développement est variable (Van Valen, 1962). La population humaine avec des droitiers, des gauchers mais aussi quelques ambidextres est un exemple de ce type d'asymétrie.

Les variations de l'asymétrie fluctuante ont été examinées dans une variété remarquable de caractères et d'organismes (Tableau 1). Trois raisons peuvent expliquer cet intérêt pour l'asymétrie fluctuante. La première, c'est que l'asymétrie fluctuante se rattache à un problème primordial non résolu pour la biologie moderne: l'expression ordonnée des génotypes comme phénotypes tridimensionnels. La deuxième raison réside dans le fait que, même si les déviations de la symétrie, dans une direction particulière, d'un caractère qui est supposé symétrique sont faiblement ou non héréditaires, la probabilité pour qu'un individu

Tableau 1. Différents caractères morphologiques et organismes sur lesquels l'asymétrie fluctuante a été étudiée.

Caractères	Espèce	Étude
empreintes digitales et longueur du lobe de l'oreille	humains	Soulé et Couzin-Roudy, 1982
os des membres	humains et martres (<i>Martes americana</i>)	Jolicoeur, 1963
os crâniens	félins	Wayne <i>et al.</i> , 1986
	cervidés	Markowski, 1993
	rats musqués (<i>Ondatra zibethicus</i>)	Pankakoski, 1985
	rats kangourous (<i>Dipodomys merriami</i>)	Soulé et Couzin-Roudy, 1982
longueur des ailes	mouches	Soulé et Couzin-Roudy, 1982
	oiseaux	Møller et Höglund, 1991; Balmford <i>et al.</i> , 1993
longueur de la queue	oiseaux	Møller, 1990, 1991a, 1991b; Møller et Höglund, 1991; Balmford <i>et al.</i> , 1993
panache	cervidés	Solberg et Sæther, 1993; Malyon et Healy, 1994; Alvarez, 1995; Markusson et Folstad, 1997
plusieurs caractères métriques et méristiques	poissons	Valentine <i>et al.</i> , 1973; Leary et Allendorf, 1989
	lézards	Soulé, 1979
	rats et souris	Van Valen, 1962

s'écarte de la symétrie bilatérale et le degré avec lequel il s'écarte de la symétrie bilatérale semblent souvent être héréditaires (Palmer et Strobeck, 1986). Troisièmement, certains chercheurs ont trouvé une association entre l'asymétrie fluctuante et l'hétérozygote: plus un individu ou une population est hétérozygote, plus la valeur de l'asymétrie fluctuante est faible (Soulé, 1979). Pour des raisons non explicites, l'augmentation de l'hétérozygote semble fournir une augmentation de l'effet tampon contre les perturbations induites par l'environnement durant le développement.

Plusieurs études ont considéré les variations de l'asymétrie fluctuante comme résultant des facteurs intrinsèques (génétiques) et extrinsèques (environnementaux) qui peuvent influencer la stabilité du développement (Soulé, 1979, 1982; Parsons, 1990; Hartl *et al.*, 1991; Zakharov, 1992; Clarke, 1993a; Markowski, 1993; Merola, 1994; Markow, 1995; Folstad *et al.*, 1996; Møller, 1996; Palmer, 1996) ou la fitness (Clarke, 1995a, 1995b; Markow, 1995; Møller, 1997), tandis que d'autres chercheurs proposent d'utiliser les mesures d'asymétrie fluctuante comme outil de gestion et de conservation (Leary et Allendorf, 1989; Clarke, 1993b, 1995a, 1995b; Sarre *et al.*, 1994; Palmer, 1996).

Mon projet de recherche traitera des facteurs extrinsèques qui peuvent influencer le niveau d'asymétrie fluctuante chez les mouflons d'Amérique (*Ovis canadensis*). Le but de ce travail consistera à déterminer quels stress affectent la croissance des cornes chez les mâles. Les cornes des mouflons ont une croissance irrégulière. Chaque année, un nouvel annulus (segment) est formé à cause d'un arrêt de croissance de la corne pendant l'hiver (Figure 1). À partir de la pointe de la corne, le premier annulus correspond à la croissance de la corne lors du premier été de l'individu (agneau). Le deuxième annulus représente la croissance de la corne lors du deuxième été de l'individu c'est-à-dire à l'âge d'un an (de 1 à 1½ an), et ainsi de suite pour les annuli suivants. Puisque les cornes commencent à pousser au printemps, chez un individu âgé de trois ans, on remarque trois annuli qui sont complets et un quatrième en formation. À l'hiver suivant, les cornes de cet individu présenteront quatre annuli complets.

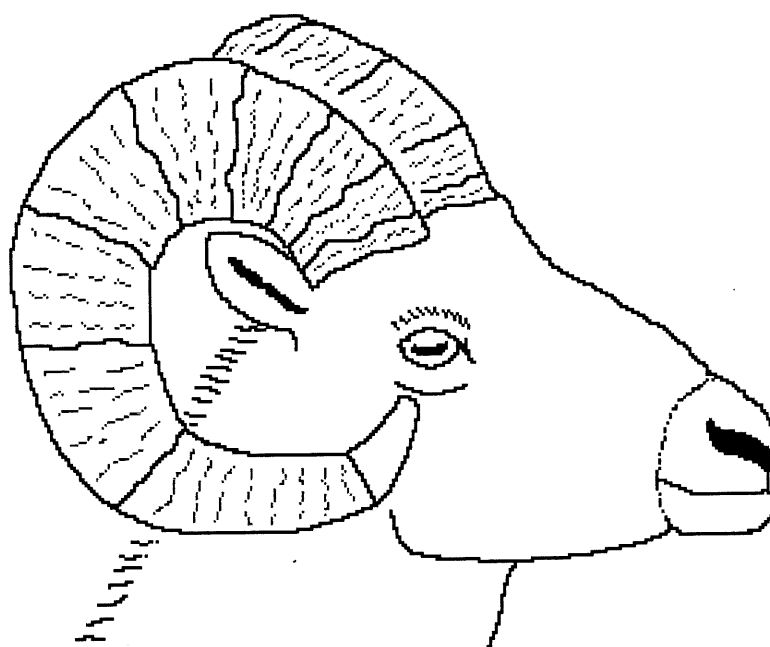


Figure 1. Représentation de la corne d'un mouflon d'Amérique. Chaque segment équivaut à un annulus. La longueur du $x^{\text{ième}}$ annulus représente la croissance de la corne lors du $x^{\text{ième}}$ été de l'individu (ex. le 3^e annulus correspond à la croissance lors du 3^e été).

Puisqu'il y a un nouvel annulus de formé chaque année, alors l'asymétrie fluctuante sur un tel caractère devrait représenter un indice valable des conditions présentes lors de cette croissance.

Il existe très peu d'études qui ont évalué le niveau d'asymétrie fluctuante chez les grands mammifères en relation avec des stress environnementaux ou génétiques (caribou *Rangifer tarandus*: Folstad *et al.*, 1996; chevreuil européen *Capreolus capreolus*: Pélabon et van Breukelen, 1998). Premièrement, pour étudier l'impact de la densité ou du climat sur les individus d'une population, il faut que tous les individus soient marqués puis capturés régulièrement et ce sur plusieurs années. Mon projet de recherche s'effectue sur une population de mouflons qui est étudiée depuis 26 ans. Une base considérable de données s'est formée au cours de ces années. Des changements importants dans la densité de population et des variations climatiques sont survenus pendant l'étude. Ceci permet d'avoir des données à faible et à haute densité de population et avec des variations climatiques importantes (températures chaudes ou froides avec peu ou beaucoup de précipitations). Ainsi, les effets de la densité, du climat mais aussi de l'interaction densité X climat sur la condition physique des mouflons pourront être étudiés.

Deuxièmement, il faut mesurer des caractères qui se sont développés lors de l'exposition aux stress. Le niveau d'asymétrie fluctuante sur les bois d'un cerf âgé de quatre ans va nous renseigner, par exemple, sur la condition de l'individu lorsque les bois ont poussé (à quatre ans) et non sur sa condition à sa naissance. Inversement, évaluer l'asymétrie fluctuante sur un os (par exemple le tibia) ne nous renseignera pas sur la condition de l'individu une fois que celui-ci est adulte car la croissance est terminée. Finalement, il faut considérer des caractères qui n'ont pas d'usure sinon il sera impossible de dire si les différences observées entre les deux côtés proviennent des perturbations lors de la formation du caractère ou d'une usure plus importante sur un côté.

Les annuli sur les cornes des mouflons présentent plusieurs avantages pour l'étude de l'asymétrie fluctuante. Premièrement, les annuli sont des caractères que l'on peut mesurer sans être obligé de tuer l'animal. Deuxièmement, la formation d'un nouvel annulus chaque année permet d'obtenir des informations sur le niveau de stress ou sur la condition physique d'un individu tout au long de sa vie. De plus, l'étude des annuli permet de voir si l'asymétrie fluctuante a des effets cumulatifs avec le temps. Ainsi, on pourra savoir si l'asymétrie fluctuante présente chez un individu amène une augmentation du niveau de stress (par l'augmentation des infections parasitaires, des maladies,...) de cet individu qui peut à son tour affecter la stabilité du développement et donc augmenter le niveau d'asymétrie fluctuante. Ce phénomène se traduirait par une augmentation continue du niveau d'asymétrie fluctuante chez un individu avec les années. Quatrièmement, les annuli étant généralement bien délimités, il est facile de prendre les mesures de façon constante et correcte d'un individu à l'autre. De plus, la possibilité d'avoir des mesures répétées des annuli permet de vérifier les erreurs de mesures. Finalement, abstraction faite du premier annulus, il n'y a pas d'usure qui peut altérer la longueur des annuli.

Le premier objectif de cette étude consiste à vérifier si les conditions requises concernant l'existence de l'asymétrie fluctuante sont satisfaites pour chaque annulus (longueur et base) et à évaluer le niveau d'asymétrie fluctuante sur chacun de ces caractères pour chaque individu. Par la suite, l'impact du poids corporel, de l'âge de l'individu et de certains stress environnementaux comme la densité de population, la température et les précipitations sur le niveau d'asymétrie fluctuante seront pris en compte. Finalement, on regardera si le niveau d'asymétrie fluctuante chez un individu affecte sa survie. Ainsi, les résultats présentés dans le cadre de ce travail de recherche permettront: 1) de savoir si l'augmentation de la densité et la diminution de la température et des précipitations font augmenter le niveau d'asymétrie fluctuante, 2) de savoir si l'âge affecte la stabilité du développement de l'individu et donc son niveau d'asymétrie fluctuante, plus les individus sont âgés moins ils devraient présenter de l'asymétrie, 3) de connaître l'efficacité de l'asymétrie fluctuante comme un outil servant à

évaluer la condition physique des individus, plus la masse corporelle d'un individu est élevée moins cet individu devrait avoir de l'asymétrie, et 4) de savoir si les individus avec un niveau d'asymétrie fluctuante élevé (et probablement en moins bonne condition physique) ont une moins grande survie que les individus avec peu d'asymétrie fluctuante. L'utilisation de l'asymétrie fluctuante dans le domaine de la gestion et de la conservation pourra donc être envisagée.

1.2. Utilisation de l'asymétrie fluctuante en conservation

L'un des plus importants, et souvent des plus difficiles, objectifs de la conservation est l'identification des populations sujettes aux stress avant que ceux-ci aient des effets nuisibles. Parmi les techniques actuelles de surveillance de l'environnement et des populations, un tel système susceptible d'identifier les populations vulnérables n'existe pas encore. Les changements dans la population ou dans les paramètres de l'histoire de vie, comme le taux de survie ou de fécondité, le succès reproducteur, la structure de la communauté, la diversité des espèces et l'abondance relative ou densité, sont communément évalués dans des études reliées au domaine de la conservation. La difficulté principale de cette approche réside dans le fait que lorsque les espèces répondent négativement aux changements des conditions génétiques (consanguinité, perte d'hétérozygoté) et environnementales, il est souvent trop tard pour une action réparatrice (Clarke, 1993b), d'où le besoin urgent d'une technique efficace pour obtenir d'une façon précoce une mesure de stress sur la population étudiée.

L'asymétrie fluctuante a été proposée comme un outil potentiel, pour l'évaluation du niveau de stress dans les populations naturelles, car elle offre une mesure de la symétrie du développement et que le stress durant le développement semble influencer cette symétrie (Leary et Allendorf, 1989). Même si la force de l'impact varie, l'importance de l'asymétrie fluctuante semble être corrélée avec une variété de stress, lesquels peuvent être généralement groupés en deux catégories: les stress environnementaux ou extrinsèques (les températures

extrêmes, la quantité et la qualité de la nourriture, la pollution, les pesticides, le nombre de parasites et la densité de la population) et les stress génétiques ou intrinsèques (l'hybridation, la consanguinité, la malformation de certains chromosomes) (Palmer, 1996). Généralement dans les populations naturelles ou dans les expériences de laboratoire contrôlées, plus il y a de stress, plus le niveau d'asymétrie fluctuante est élevé (Parsons, 1990). Ainsi, l'asymétrie fluctuante a un potentiel considérable pour l'identification des populations connaissant des effets nuisibles provenant des stress génétiques et environnementaux. Les différences relatives dans le niveau d'asymétrie entre les populations reflètent potentiellement les différences dans l'efficacité des mécanismes responsables de la stabilité du développement entre les populations (Clarke, 1995b).

L'étude de l'asymétrie peut avoir d'importants avantages. En effet, l'asymétrie permet une surveillance continue de la santé des communautés biologiques en effectuant des vérifications périodiques sur des organismes spécifiquement sensibles. Elle augmente le délai d'intervention entre le moment de la détection d'un changement biologique significatif et celui du dépérissement de la communauté (Valentine *et al.*, 1973). De plus, elle est non spécifique par rapport au type de stress étudié et par rapport à l'espèce examinée. Plusieurs techniques sont limitées par le fait qu'elles évaluent seulement un type de stress, comme la pollution par les métaux lourds, sur un seul groupe taxinomique (Clarke, 1993b, 1995a).

Bien sûr, toute technique présente des désavantages. Pour que l'analyse de la stabilité du développement reflète les changements causés par des stress potentiels, les caractères choisis pour l'étude doivent se développer durant la période d'exposition au stress. Ceci ne pose pas de problème dans le cas où le temps d'exposition est plus grand que le temps requis pour qu'une nouvelle génération d'organismes puisse se développer. Chez les organismes dont le temps entre deux générations successives est long ou qui sont dans la situation où le temps d'exposition à un stress est court (ex. pour des grands mammifères une température extrême pendant une semaine), une telle approche peut être problématique. Par contre, chez les

organismes pour lesquels le développement de certains caractères a lieu durant toute leur vie, comme la dentition ou les ornements, ceci ne présente aucune difficulté sérieuse (Clarke, 1995a).

La taille de l'échantillon relativement élevée (minimum de 30 individus) nécessaire pour que les analyses statistiques soient valides peut être difficilement obtenue dans certains cas (Palmer, 1994). Avec les espèces menacées, une telle taille d'échantillon est difficilement disponible. Cependant, il faut spécifier que la stabilité du développement est plus utile comme outil pour surveiller la réponse des populations vis-à-vis du stress avant que les espèces ne soient menacées. Une fois que la taille de la population est réduite, suite à une diminution de la fécondité ou de la survie, on n'a pas besoin d'un indicateur sensible du stress car les effets sont déjà visibles.

L'asymétrie fluctuante est un estimateur relatif de l'homéostasie car il n'existe pas de valeur standard de l'asymétrie qui indique l'instabilité (Palmer, 1994). Toutes les déductions ou les conclusions faites à propos du niveau de stabilité pour une population donnée peuvent être faites seulement par une comparaison avec une population de référence ou de contrôle. Toutefois, il est souvent impossible de prendre des échantillons avant qu'un impact ait lieu parce que les programmes de surveillance et de conservation commencent typiquement trop tard. L'approche par l'asymétrie fluctuante a l'avantage d'utiliser les collections dans les musées comme populations de références. Ainsi, elle permet la détection d'une tendance à long terme en comparant du matériel conservé avec du matériel plus récent (Valentine *et al.*, 1973), souvent vivant sur le terrain.

1.3. Facteurs affectant la stabilité du développement

Le développement est stable lorsqu'un organisme a réussi à se protéger contre les perturbations cellulaires qui affectent le développement de structures bilatérales. Dans le cas

contraire, on peut voir certains signes de l'instabilité du développement. L'origine de ces perturbations peut être génétique, environnementale ou le produit d'une interaction environnement-génotype (Markow, 1995).

1.3.1. Stress génétiques

L'idée que l'hétérozygosity augmente la capacité qu'à un individu de se protéger des perturbations, provient de plusieurs observations. Entre autres, elle provient de l'augmentation de l'asymétrie fluctuante suivant la consanguinité ou tout autre processus qui réduit la variation génétique (Van Valen, 1962; Leamy, 1984, 1992). Ainsi, il y a une association négative entre l'hétérozygosity et l'asymétrie fluctuante (Parsons, 1990; Palmer, 1996).

La perte de la variabilité génétique (augmentation de l'homozygosity) est reflétée par une diminution de la stabilité du développement laquelle est exprimée par une augmentation mesurable de la variation phénotypique et de l'asymétrie fluctuante (Soulé, 1979). Typiquement, le niveau de consanguinité est évalué par les réductions dans la fertilité, la fécondité et par la variation génétique à l'intérieur d'une population. Cependant, l'étude de l'asymétrie fluctuante pourrait permettre de détecter la présence de consanguinité plus rapidement que ne le feraient les autres paramètres habituellement utilisés (Clarke, 1995a).

1.3.2. Stress environnementaux

Les causes environnementales de l'instabilité du développement incluent la qualité et la quantité de nourriture, les températures extrêmes, les parasites, les maladies et les stress comportementaux imposés par les interactions avec les congénères (Markow, 1995; Møller, 1996). Tous ces types de stress peuvent faire augmenter l'asymétrie fluctuante, diminuer la condition physique et diminuer la qualité des reproducteurs (Parsons, 1992).

Chez les ongulés, l'augmentation de la densité de population peut avoir un effet négatif sur la condition de l'individu. La masse corporelle (Solberg et Sæther, 1994; Pélabon et van Breukelen, 1998), la taille des bois ou des cornes (Jorgenson *et al.*, 1993a, 1998; Pélabon et van Breukelen, 1998) et la survie des jeunes (Jorgenson *et al.*, 1997; Portier *et al.*, 1998) diminuent lorsque la densité de population augmente tandis que l'âge de primiparité augmente (Jorgenson *et al.*, 1993b) avec l'augmentation de la densité. Ces effets peuvent être causés par un manque de nourriture et par une augmentation de la compétition lorsque la densité est élevée. Il y a plusieurs mécanismes possibles à travers lesquels l'augmentation de la compétition pour la nourriture peut agir. Le plus évident est l'accès à la nourriture qui diffère selon le niveau de dominance des individus (Witter et Swaddle, 1994). Lorsque la compétition pour la nourriture augmente, les subordonnés ne sont plus capables d'obtenir une quantité suffisante de nourriture ou souffrent de l'impossibilité de s'assurer un approvisionnement constant de nourriture (Ekman et Lilliendahl, 1993), ce qui résulte en l'augmentation du stress nutritionnel ou énergétique, augmentant ainsi le niveau d'asymétrie fluctuante. Toutefois, les changements du taux de compétition pour la nourriture peuvent influencer le degré d'asymétrie fluctuante par d'autres façons. Par exemple, la participation à des interactions agressives, sans différence pour l'accès à la nourriture, peut amener un stress plus grand et augmenter le niveau d'asymétrie fluctuante dans les populations ayant une compétition plus élevée (Witter et Swaddle, 1994).

Pour les grands mammifères, les individus en mauvaise condition physique (habituellement associée avec une petite masse corporelle) ont généralement un plus grand risque de mortalité (Crête et Huot, 1993). Toutefois, les effets de la masse corporelle varient considérablement avec l'âge, le sexe et la densité de population. Par exemple, chez les mouflons, les agneaux sont plus affectés que les mâles adultes et en particulier, les petits agneaux ont un plus grand risque de mortalité que les gros agneaux (Festa-Bianchet *et al.*, 1997). Par ailleurs, l'accumulation de masse durant la première année de la vie d'un agneau a un effet sur sa taille adulte. Ainsi, les différences dans la qualité ou dans la quantité des soins

maternels peuvent affecter la masse corporelle adulte (Festa-Bianchet *et al.*, 1996). En général, la masse corporelle à la fin de l'été peut refléter les ressources qui étaient disponibles pour un individu (Festa-Bianchet *et al.*, 1997). Le poids qu'un mouflon atteint chaque année dépend de la perte de poids subie l'hiver précédent, de la rapidité à gagner du poids pendant l'été et de la longueur de la saison de croissance (Jorgenson et Wishart, 1984). Ainsi, si la masse corporelle est reliée à la condition de l'individu, alors l'habileté qu'a un individu de diminuer l'impact des stress génétiques et environnementaux devrait augmenter avec la masse corporelle. En d'autres mots, plus un individu est en bonne condition physique (masse corporelle élevée) moins il devrait avoir d'asymétrie fluctuante.

Le climat au printemps peut affecter la croissance de la végétation et il pourrait avoir un effet, soit immédiat, soit retardé, sur la survie des juvéniles en affectant leur nutrition et l'habileté des mères à compléter la gestation et à produire du lait (Festa-Bianchet, 1988a). Les milieux alpins et nordiques sont caractérisés par une brève saison de croissance et plusieurs mois où la végétation est dormante et de pauvre qualité nutritionnelle (Festa-Bianchet, 1988b). Si le climat printanier affecte la croissance des végétaux alors il devrait avoir des conséquences importantes sur la nutrition, l'accumulation de masse et la survie des ongulés qui vivent dans des milieux ayant une très courte saison de croissance. Ainsi, le climat printanier devient un stress important qui peut influencer le niveau d'asymétrie fluctuante. Un printemps pluvieux mais chaud devrait permettre aux agneaux nouveau-nés d'être en meilleure condition physique, ce qui devrait augmenter leur chance de survie (Portier *et al.*, 1998) et diminuer probablement leur niveau d'asymétrie fluctuante. De même, si la végétation est abondante et de bonne qualité grâce à un climat chaud et pluvieux durant l'été, les adultes devraient avoir de la nourriture en quantité suffisante, ce qui devrait résulter en une diminution de l'asymétrie fluctuante.

La stabilité du développement est souvent associée négativement avec le risque de parasitisme et de prédation (Møller, 1997). La fréquence et l'intensité des infections

parasitaires sont fréquemment corrélées positivement avec le niveau d'asymétrie fluctuante chez les hôtes. Ainsi, l'instabilité du développement semble être une marque phénotypique générale et indirecte du parasitisme chez des organismes allant des plantes jusqu'aux animaux. Cette relation peut survenir pour au moins trois raisons. Premièrement, les individus ayant un développement instable peuvent être plus vulnérables aux infections parasitaires. Cependant, de grandes différences de symétrie peuvent jouer le rôle de marques phénotypiques d'une pauvre condition plutôt que de provenir d'interactions entre l'hôte et le parasite (Møller, 1996). Deuxièmement, des individus au développement instable peuvent être plus souvent exposés aux parasites que ceux qui ont un développement stable. Finalement, les parasites exploitent les ressources de leur hôte, ainsi les ressources utilisées par les parasites ne peuvent pas être prises pour maintenir une certaine stabilité du développement. Par conséquent, les parasites peuvent perturber le développement et être la cause directe de l'instabilité (Møller, 1996).

1.4. Objectifs

L'étude portant sur l'asymétrie fluctuante présentée dans ce projet de recherche s'est effectuée sur les cornes des mouflons d'Amérique mâles. Chez cette espèce, l'arrêt de la croissance de la corne pendant l'hiver amène la formation d'un annulus (Figure 1). L'asymétrie fluctuante des annuli devrait représenter un indice des conditions présentes lors de leur formation. Ainsi, il serait possible d'identifier les stress qui ont influencé, chaque année, la croissance de la corne ou d'une manière plus générale, de voir si les stress ont un effet constant sur la croissance de la corne tout au long de la vie de l'individu.

Les mouflons vivent dans des milieux caractérisés par une brève saison de croissance et plusieurs mois où la végétation est dormante et de pauvre qualité nutritionnelle (Festa-Bianchet, 1988b). De plus, le climat est rude et imprévisible avec des variations considérables d'un jour à l'autre et d'une année à l'autre (Portier *et al.*, 1998). Ainsi, les mouflons font

continuellement face à des stress qui peuvent influencer leur niveau d'asymétrie fluctuante. Vingt-six années de données ont été accumulées sur une population de mouflons marqués individuellement, ce qui constitue une banque continue d'informations sur la condition physique de ces animaux et de certains stress qui peuvent l'influencer.

Certaines études sur la population de Ram Mountain ont déjà démontré que les variations de la densité affectent la condition des individus. L'augmentation de la densité a comme conséquence une diminution de la taille des cornes (Jorgenson *et al.*, 1993a, 1998) et de la survie des jeunes (Jorgenson *et al.*, 1997; Portier *et al.*, 1998) tandis qu'elle fait augmenter l'âge de primiparité (Jorgenson *et al.*, 1993b). En raison de l'existence d'un lien entre la densité et la condition corporelle des individus de cette population, on devrait s'attendre à un changement du niveau d'asymétrie fluctuante avec la densité. La première hypothèse est fondée sur la supposition que l'augmentation de la densité amène une diminution des ressources disponibles pour chaque individu et une augmentation de la compétition pour ces ressources. Par ailleurs, cette augmentation de la compétition et cette diminution des ressources disponibles pour chaque individu devraient se répercuter sur l'individu en augmentant son niveau de stress. Ainsi, la densité lors de la formation de l'annulus devrait avoir un impact sur l'asymétrie fluctuante des individus, ce qui donne naissance à la première hypothèse:

Hypothèse I: Le niveau d'asymétrie fluctuante chez les mâles devrait augmenter avec l'augmentation de la densité de population lors de la formation de l'annulus.

Chez les mouflons, la masse corporelle à la fin de l'été peut refléter la somme des ressources qui étaient disponibles pour un individu (Festa-Bianchet *et al.*, 1997). Ainsi, un individu avec un poids élevé devrait être en meilleure condition physique et présenter moins d'asymétrie fluctuante qu'un individu qui a un poids plus faible. Par ailleurs, le prélèvement à l'automne de certaines femelles a fait des agneaux orphelins dans cette population (Jorgenson

et al., 1993a) et le fait d'être orphelin affecte la masse corporelle et la taille des cornes des mâles (Festa-Bianchet *et al.*, 1994). En présence d'un sevrage précoce et probablement d'une augmentation du niveau de stress qui affecte négativement la condition de l'individu, on peut s'attendre à une augmentation de l'asymétrie fluctuante chez les orphelins en comparaison avec des non-orphelins. Ainsi, deux autres hypothèses peuvent être formulées:

Hypothèse II: Plus la masse corporelle d'un individu est élevée, lors de la formation de l'annulus, moins il devrait avoir d'asymétrie fluctuante.

Hypothèse III: Les mouflons qui sont orphelins devraient avoir plus d'asymétrie fluctuante que ceux qui ne sont pas des orphelins.

En plus d'agir directement sur l'individu, le climat peut affecter la croissance des végétaux et ainsi la disponibilité de nourriture. Des précipitations élevées devraient favoriser la croissance des végétaux dans les milieux alpins et nordiques. Ainsi, le stress nutritionnel et le niveau d'asymétrie fluctuante des individus devraient diminuer. Par ailleurs, des températures froides pendant l'été devraient avoir un impact négatif sur la thermorégulation des individus et sur la croissance des végétaux. L'impact négatif de ces températures froides devrait faire diminuer la condition physique de l'individu, ce qui devrait amener une augmentation du niveau d'asymétrie fluctuante. Puisque les mouflons vivent dans un milieu où le climat est particulièrement rude et imprévisible, il en découle les deux hypothèses suivantes:

Hypothèse IV: Le niveau d'asymétrie fluctuante devrait diminuer avec l'augmentation des précipitations durant l'été de la formation de l'annulus.

Hypothèse V: Le niveau d'asymétrie fluctuante devrait diminuer avec l'augmentation de la température durant l'été de la formation de l'annulus.

Il semblerait que la condition et les caractéristiques physiques de l'individu dépendent de sa santé ou de sa condition lorsqu'il est un agneau. En particulier pour cette population de mouflons, l'accumulation de masse durant la première année de la vie d'un agneau a un effet sur sa taille adulte (Festa-Bianchet *et al.*, 1996). De plus, parce que l'agneau est dépendant de sa mère pour son alimentation, son poids à l'automne est alors un bon indice de l'investissement maternel. Pour vérifier si les conditions environnementales présentes à la naissance de l'individu ont un impact sur la condition physique une fois adulte et donc sur le niveau d'asymétrie fluctuante, les hypothèses suivantes ont été émises:

Hypothèse VI: Plus la densité est élevée à la naissance de l'individu, plus celui-ci devrait avoir une forte asymétrie fluctuante lorsqu'il est adulte.

Hypothèse VII: Plus l'agneau a une grande masse corporelle à l'automne moins il devrait avoir d'asymétrie fluctuante une fois adulte.

Hypothèse VIII: Le niveau d'asymétrie fluctuante chez l'adulte devrait diminuer avec l'augmentation des précipitations à sa naissance.

Hypothèse IX: Le niveau d'asymétrie fluctuante chez l'adulte devrait diminuer avec l'augmentation de la température à sa naissance.

La survie des individus dépend entre autres de l'accès à des ressources nutritionnelles suffisantes et de l'habileté à éviter la prédation et le parasitisme. Chez les mouflons d'Amérique, une masse corporelle élevée est associée à une augmentation des chances de survie pour les agneaux et les individus âgés (Festa-Bianchet *et al.*, 1997). Chez les hirondelles des granges *Hirundo rustica* (Møller, 1994) et chez les dindons sauvages mâles *Meleagris gallopavo* (Badyaev *et al.*, 1998), l'asymétrie est négativement reliée avec la survie. Puisque l'asymétrie peut être reliée au taux de parasitisme (Folstad *et al.*, 1996; Møller, 1996) et que la

survie des individus semble dépendre de leur condition physique, l'asymétrie fluctuante présente chez un individu devrait influencer ses chances de survie, d'où l'hypothèse suivante:

Hypothèse X: La probabilité de survie d'un individu devrait diminuer avec l'augmentation de l'asymétrie fluctuante.

Quelques études ont démontré une diminution de l'asymétrie avec l'âge chez certains ongulés. Cette diminution suggère que les individus avec des bois ou des cornes plus symétriques survivent plus longtemps (Solberg et Sæther, 1993; Pélabon et van Breukelen, 1998). Une mortalité sélective affectant les individus en mauvaise condition et probablement plus asymétriques pourrait expliquer cette diminution de l'asymétrie avec l'âge (Møller, 1997). Une autre explication possible serait que la diminution graduelle de la croissance corporelle permette une relocalisation des ressources dans les activités d'accouplements et dans les caractères sexuels secondaires comme les bois (Solberg et Sæther, 1993). Cependant, il se pourrait que l'asymétrie des individus d'une population chassée, comme celle de Ram Mountain, augmente avec l'âge en raison du prélèvement fait par les chasseurs sur les animaux symétriques. Les individus de haute qualité et en bonne condition physique ont une croissance plus rapide de leurs cornes (Jorgenson *et al.*, 1998). Ainsi, les cornes de ces individus atteignent la longueur minimale légale pour la chasse à un plus jeune âge, ce qui augmente leur chance d'être tué par un chasseur. Si les individus en mauvaise condition physique et probablement plus asymétriques n'ont pas une croissance très rapide de leurs cornes, alors ces dernières n'atteindront pas la longueur minimale légale avant plusieurs années. Ainsi, les individus âgés présents dans la population pourraient être des individus en moins bonne condition physique qui n'ont pas encore atteint le statut légal pour la chasse, d'où l'augmentation potentielle de l'asymétrie avec l'âge. Finalement, l'hypothèse suivante peut être posée:

Hypothèse XI: L'asymétrie fluctuante devrait diminuer avec l'âge dans les premières années (2 à 4 ans) à cause d'une mortalité sélective envers les animaux les plus asymétriques. Par la suite, la chasse en prélevant les individus en meilleure condition physique devrait amener une augmentation de l'asymétrie avec l'âge.

Aucune étude chez les gros mammifères n'a abordé ce sujet en examinant l'impact combiné des conditions environnementales sur l'asymétrie puis le rôle de l'asymétrie sur la survie des individus. Ainsi, les résultats présentés dans le cadre de cette recherche permettront de vérifier si l'asymétrie fluctuante peut être considérée comme un outil utile pour l'évaluation du niveau de stress dans les populations naturelles et comme une technique efficace pour prédire les changements à venir dans certains paramètres de l'histoire de vie d'une population sauvage.

CHAPITRE 2

MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. L'espèce étudiée: le mouflon d'Amérique

Les mouflons d'Amérique vivent en groupes séparés selon le sexe, les femelles et les jeunes forment des hardes distinctes de celles constituées par les mâles. Entre deux et quatre ans, les mâles quittent les groupes de femelles pour rejoindre ceux des mâles adultes (Festa-Bianchet, 1991). Cependant, les mâles et les femelles se rejoignent durant le rut à la fin de novembre et début de décembre.

Les hardes de mouflons mâles respectent une forte hiérarchie. Celle-ci s'établit et se maintient suite à des affrontements qui peuvent avoir lieu en toute saison. Toutefois, les combats sont rares car les mâles d'une même harde se connaissent suffisamment pour respecter la dominance établie. Les mâles dominants sont ceux qui ont les cornes les plus longues de sorte que des affrontements ont lieu principalement dans le cas où les mâles ont des cornes de tailles semblables. Cependant, les interactions agonistiques entre les mâles augmentent considérablement lors du rut. Lorsqu'un combat s'engage, les adversaires cherchent d'abord à s'intimider mutuellement en exhibant leurs cornes massives. Puis chacun recule et se prépare à charger face à face. Distants de quelques mètres, ils s'élancent l'un vers l'autre. Aux derniers pas de la course, les deux mouflons se cabrent et se frappent tête contre tête, la corne droite de l'un accrochant violemment la corne gauche de l'autre. Après un bref engagement, ils reculent et recommencent. Le combat cesse lorsqu'un des mouflons admet la supériorité de l'autre et s'éloigne. Les mâles dominants peuvent s'accoupler avec plusieurs femelles différentes.

La majorité des agneaux naissent entre le 20 et le 28 mai de chaque année (Festa-Bianchet, 1988a). À leur naissance, les agneaux n'ont pas de cornes. On distingue juste l'emplacement des deux bourgeons qui commencent à pousser lorsque les jeunes sont âgés de deux mois environ. À six mois, leurs cornes peuvent mesurer de 5 à 7 cm. Cependant, leur croissance, tout au long de la vie de l'animal, est irrégulière: rapide en été, plus lente, voire stoppée en hiver. L'arrêt hivernal de la croissance donne lieu à des anneaux annuels de croissance (annuli) qui permettent d'estimer l'âge du mouflon. Chez les mâles, les cornes connaissent une forte croissance à partir d'un an. Pendant les trois ou quatre premières années, les anneaux de croissance sont nettement séparés, puis ils se rapprochent et deviennent plus difficiles à distinguer (Figure 1). Vers 7 à 8 ans, les cornes des mâles représentent entre 8 et 12 % de la masse corporelle de l'individu (Geist, 1966) et leurs circonférences à la base peuvent mesurer jusqu'à 40 cm (pour un diamètre d'environ 12,8 cm) (Jorgenson *et al.*, 1998). Dans les populations ayant accès à des habitats de haute qualité, les cornes peuvent atteindre 1,10 mètres de long et former un cercle complet entre la base et le bout de la corne. Cependant, à Ram Mountain, il est rare que les cornes des mâles dépassent 85 cm de long. Les extrémités des cornes des mâles adultes sont toujours plus ou moins usées, soit par les combats, soit par les frottements contre des arbres ou des pierres.

Dès la fin de son premier automne, le jeune pèse une trentaine de kilos (Festa-Bianchet *et al.*, 1996). Les mâles atteignent leur maximum en dimensions corporelles adultes à l'âge de 8 ans et leur masse corporelle adulte, au printemps, se situe aux environs de 85 kg. À Ram Mountain, les mâles peuvent atteindre une masse corporelle de 128 kg à la fin de l'été (Festa-Bianchet *et al.*, 1996).

Les mouflons ont des poils de bourre, serrés et courts, qui les protègent du froid et sont recouverts par des poils de jarre. Le mouflon résiste bien aux variations de température. Sa température critique est inférieure à -20°C (Chappel et Hudson, 1978, 1980), son taux de

métabolisme augmente d'un facteur de 1,37 à 1,39 lorsque la température diminue de -20 à -30°C (Chappel et Hudson, 1978).

2.2. L'aire d'étude et la population cible

La population étudiée se situe à Ram Mountain (52°20' - 52°25' N et 115°45' - 115°55' O) dans l'ouest de l'Alberta. Les mouflons d'Amérique utilisent une superficie de 38 km² d'habitats alpins et subalpins dont l'altitude varie de 1082 à 2173 mètres. La limite des arbres apparaît à environ 1830 mètres. Le terrain varié comprend des sommets de rochers dénudés, des falaises et des escarpements accidentés, des superficies recouvertes de toundra alpine, d'arbustes rabougris et de prés, des talus recouverts de forêts à dominance coniférienne. Le climat à Ram Mountain est rude et imprévisible avec des variations considérables d'un jour à l'autre et d'une année à l'autre. La température moyenne de cette région dépasse les 10°C pendant seulement 1 à 3 mois par année tandis que des températures de -40°C peuvent survenir entre décembre et mars. Les précipitations annuelles varient de 452 à 804 mm pour une moyenne de 637 mm par année et des accumulations de neige peuvent être enregistrées pendant toute l'année (Portier *et al.*, 1998).

Cette population est étudiée depuis 1972. Une réglementation permet la chasse aux mâles adultes dans celle-ci. Avant 1995, les mâles dont les cornes faisaient 4/5^e de tour et plus étaient légalement disponibles pour la chasse mais depuis 1995, les chasseurs ont le droit de tuer seulement les mâles dont les cornes font un tour complet. Dans le but de simuler une saison de chasse aux femelles entre 1972 et 1980, 12 à 24 % des femelles adultes ont été enlevées chaque année. Ce prélèvement s'effectuait en septembre (Jorgenson *et al.*, 1993a). Entre 1981 et 1997, aucune femelle n'ayant été enlevée de la population, cette dernière a augmenté de façon exponentielle pour atteindre un sommet en 1992 et diminuer légèrement par la suite (Figure 2). Finalement, en 1997, 14 femelles ont été prélevées de la population

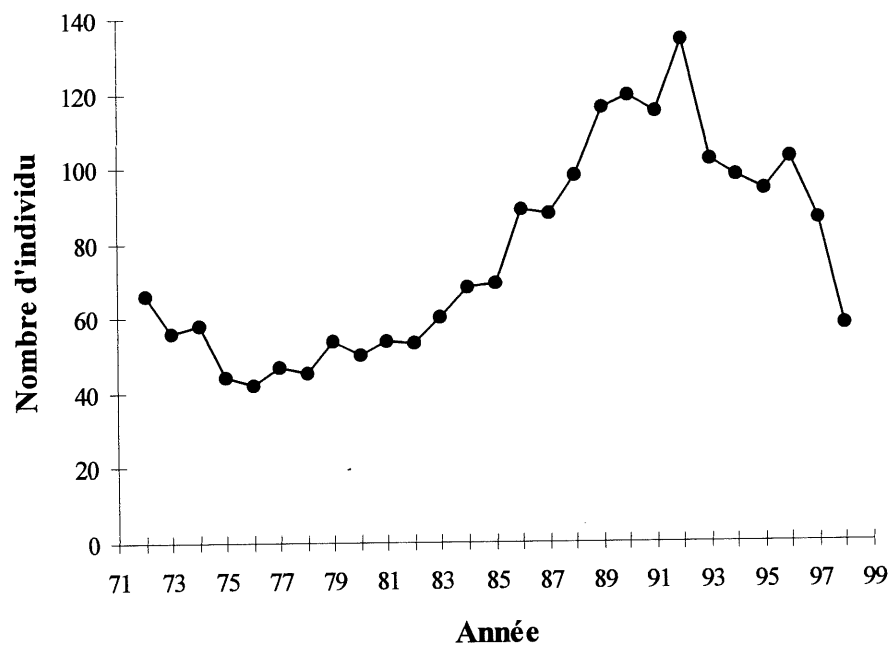


Figure 2. Nombre de femelles et de jeunes d'un an, en juin, dans la population de Ram Mountain, Alberta, entre 1972 et 1998.

dans le but de voir les effets de la diminution de la densité sur la condition physique des individus.

Chaque année, les mouflons étaient capturés dans un enclos appâté avec du sel entre la fin mai et le début d'octobre. Depuis le début de l'étude, plus de 95 % de la population a été marquée. Chaque agneau recevait un code d'identification composé d'un chiffre et d'une lettre et était marqué aux oreilles à l'aide de rubans de plastique colorés. Ceux-ci étaient remplacés à l'âge d'un an par un collier en canevas portant une combinaison de couleur et de symbole pour les femelles et par des étiquettes en plastique colorées et numérotées de type Allflex pour les mâles. Les mouflons étaient généralement capturés plus d'une fois par année. Chaque fois qu'un individu était capturé, on enregistrait sa masse corporelle à l'aide d'une balance à ressort précise à 0,25 kg et on mesurait au millimètre près la longueur des cornes et la circonférence de la base des cornes avec un ruban à mesurer. Cependant, lorsqu'un individu était capturé pour la première fois de l'été, on notait également la longueur et la circonférence de l'annulus pour l'année antérieure. De plus, si un individu n'avait pas été capturé à tous les ans, on prenait alors les mesures sur les annuli où les données étaient manquantes. Ainsi, on dispose d'une banque de données qui contient la circonférence de la base et la longueur de tous les annuli pour les mâles.

2.3. Analyse de l'asymétrie fluctuante

L'asymétrie fluctuante est définie comme des petites variations aléatoires par rapport à la symétrie parfaite au niveau de structures bilatérales produites par un génome. La distribution de fréquence de la différence entre les membres droit et gauche, pour un échantillon d'individus, devrait approcher une distribution normale avec une moyenne de zéro (Palmer et Strobeck, 1992). Ainsi, avant de considérer toutes différences entre les côtés droit et gauche comme de l'asymétrie fluctuante, il faut effectuer certaines analyses qui détermineront son existence.

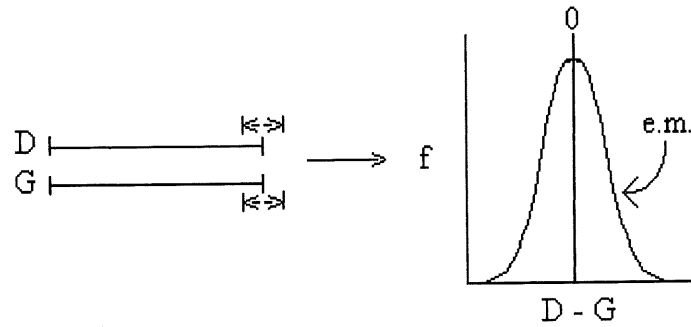
D'abord, il faut vérifier si la différence entre les côtés est significativement plus grande que les erreurs de mesure. Les différences entre les côtés sont généralement très petites (moins de 5 % et souvent inférieures à 1 % de la taille du caractère), pour cette raison des erreurs de mesures trop importantes peuvent amener une mauvaise interprétation des données. Ensuite, on doit vérifier si la distribution des différences entre les côtés a une moyenne de zéro (test de l'asymétrie directionnelle) et si elle suit une loi normale (test de l'antisymétrie). Par précaution, si un caractère démontre de l'asymétrie directionnelle ou de l'antisymétrie alors il devrait être exclu de l'étude puisqu'il ne correspond pas à la définition de l'asymétrie fluctuante. Finalement, un indice approprié, parmi tous ceux pouvant être utilisés pour l'évaluation de l'asymétrie fluctuante (voir Palmer, 1994), sera choisi suite aux résultats obtenus de l'étude de la dépendance de l'asymétrie envers la taille du caractère.

2.3.1. Mesure d'erreurs

L'erreur de mesure est un problème particulièrement gênant dans les études de l'asymétrie fluctuante car la valeur qui est comparée entre les échantillons est une mesure de la variation entre les deux côtés. Non seulement l'erreur de mesure peut voiler les différences entre les échantillons, comme dans n'importe quelle analyse ou étude, mais elle peut aussi donner l'illusion que la différence présente entre les deux côtés est grande et qu'elle ne diffère pas entre les échantillons. Avec les caractères que l'on mesure, l'erreur de mesure est inévitable et peut biaiser sérieusement l'estimation de l'asymétrie fluctuante. Les erreurs de mesure peuvent artificiellement créer de l'asymétrie fluctuante où celle-ci est négligeable (Figure 3a) ou gonfler l'estimation de l'asymétrie fluctuante (Figure 3b) (Palmer, 1994).

Théoriquement pour estimer l'erreur de mesure, tous les caractères devraient être mesurés au moins deux fois. Cependant, parce que les animaux ayant vécu au début de l'étude sont morts et que le temps de manipulation pour mesurer deux fois la longueur et la base de chaque annulus pour chaque mâle est très long (environ 30 minutes pour un individu âgé de

a)



b)

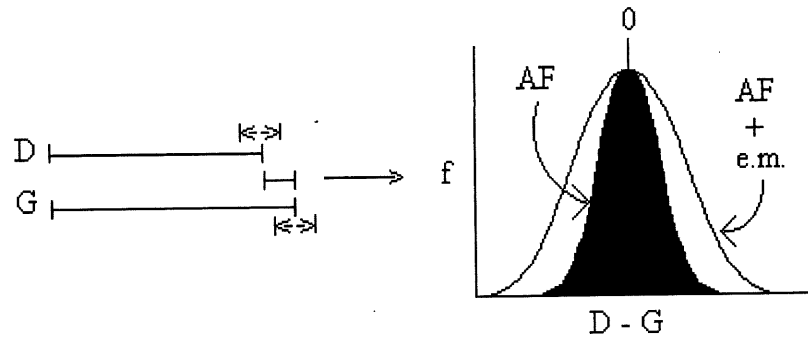


Figure 3. Exemples de l'impact des erreurs de mesure sur l'asymétrie fluctuante pour des caractères mesurés. (a) asymétrie fluctuante créée artificiellement par les erreurs de mesure (e.m., $\leftarrow \rightarrow$) sur des caractères ayant exactement la même longueur (b) amplification de l'asymétrie fluctuante par les erreurs de mesure: une combinaison de la "vraie" asymétrie fluctuante (AF, $\leftarrow \rightarrow$) et des erreurs de mesure (e.m., $\leftarrow \rightarrow$). D - caractère du côté droit, G - caractère du côté gauche.

six ans), un sous-échantillon de la population a été choisi. Ainsi, tous les annuli des mâles qui ont été capturés entre le 30 mai et le 16 juillet 1998, ont été mesurés deux fois. À chaque capture, une personne effectuait la première série de mesures puis une deuxième personne, qui n'avait pas vu les mesures prises par la première personne, répétait l'opération. Il aurait été autrement préférable que les deux séries de mesures soient faites par la même personne en des temps différents, c'est-à-dire avec un intervalle d'au moins une semaine, pour être certain que l'on n'introduise pas des erreurs de mesures supplémentaires imputables aux différentes personnes qui prennent les mesures et que les mesures soient faites sans aucune référence avec des mesures prises précédemment. Cependant, cette dernière approche est difficilement réalisable à cause de la probabilité incertaine de recapturer le même individu à des intervalles fixes.

Une ANOVA à deux facteurs (côtés X individus) a été effectuée pour chaque caractère dans le but de déterminer si la différence entre les deux côtés était plus grande que l'erreur de mesure. Si l'interaction n'est pas significative pour un caractère alors l'étude de l'asymétrie fluctuante n'est pas justifiée pour ce caractère (Palmer et Strobeck, 1986). Cependant, cette ANOVA vérifie l'importance de toutes les variations entre les deux côtés par rapport aux erreurs de mesure incluant l'antisymétrie et l'asymétrie fluctuante (Palmer, 1994). En d'autres mots, ce test revient à poser la question: Est-ce que la différence entre les deux côtés varie plus entre les génotypes (= individus) que ce à quoi on s'attend pour une taille donnée d'erreur de mesure? Ainsi la procédure ANOVA ne peut établir si la différence entre les côtés provient de l'antisymétrie ou de l'asymétrie fluctuante. On utilisera d'autres méthodes pour confirmer que la différence observée entre les deux côtés est statistiquement indiscernable de l'asymétrie fluctuante (voir section 2.3.3.).

2.3.2. Asymétrie directionnelle

L'asymétrie directionnelle se définit comme une différence entre les côtés mais où le côté le plus long est toujours le même pour l'ensemble de la population. Dans des études sur l'asymétrie fluctuante, on doit effectuer un test afin de vérifier la présence d'asymétrie directionnelle pour les deux raisons suivantes: (1) la présence d'asymétrie directionnelle peut augmenter artificiellement le niveau d'asymétrie fluctuante et (2) si le caractère présente de l'asymétrie directionnelle, une partie de la différence entre les deux côtés peut avoir une base génétique, ainsi la différence observée entre les deux côtés ne serait plus uniquement le résultat des perturbations aléatoires lors du développement (Palmer et Strobeck, 1992).

Pour vérifier si en moyenne un côté des cornes est significativement plus long que l'autre (moyenne différente de zéro), un t-test appairé a été effectué pour chaque caractère. Ce test a été fait sur l'ensemble des individus faisant partie de la banque de données (1972 à 1998). Tous les caractères qui démontraient de l'asymétrie directionnelle n'ont pas été considérés dans l'étude.

2.3.3. Déviation de la normalité (antisymétrie)

L'antisymétrie est un patron de variation bilatérale où il existe une différence entre les côtés, cependant le côté le plus long varie aléatoirement entre les individus. Les distributions de fréquence de D-G peuvent montrer un écart par rapport à la normalité de plusieurs façons comme la présence d'asymétrie (skew) (une longue queue d'un côté de la distribution), d'une courbe leptokurtique (acuité plus forte que la courbe normale, c'est-à-dire un pic étroit et de longues queues) ou d'une courbe platikurtique (aplatissement plus fort que la courbe normale, c'est-à-dire un pic large et des queues courtes ou distribution bimodale).

Les caractères montrant un écart significatif par rapport à la normalité devraient être vus comme des mesures valides de la stabilité du développement avec réserve car ils ne sont pas conformes à la distribution attendue des différences bilatérales causées par les perturbations lors du développement. Par définition, ces différences proviennent de petites disparités aléatoires dans les processus du développement qui affectent chaque côté de façon indépendante, ce qui devrait générer une distribution parfaitement normale de la différence entre les deux côtés (Palmer, 1994). Les tests permettant de vérifier la présence de l'antisymétrie doivent être faits pour les mêmes raisons que pour l'asymétrie directionnelle (section 2.3.2.) (Palmer et Strobeck, 1992) et les caractères qui répondent significativement à un des tests ne devraient pas être considérés dans une étude de l'asymétrie fluctuante (Palmer, 1994).

Deux tests ont été effectués pour chaque caractère sur l'ensemble des individus (1972 à 1998), un test pour vérifier la symétrie (skewness) et un autre pour l'aplatissement (kurtosis):

- la symétrie (skewness) $t_s = g_1/s_{g1}$ (comparer à la valeur de t avec ∞ d.d.l.)

où g_1 est la valeur calculée du "skewness" et $s_{g1} = \sqrt{\frac{6n(n-1)}{(n-2)(n+1)(n+3)}}$

- l'aplatissement (kurtosis) $t_s = g_2/s_{g2}$ (comparer à la valeur de t avec ∞ d.d.l.)

où g_2 est la valeur calculée du "kurtosis" et $s_{g2} = \sqrt{\frac{24n(n-1)^2}{(n-3)(n-2)(n+3)(n+5)}}$

2.3.4. Taille dépendance de l'asymétrie fluctuante

L'asymétrie fluctuante est dépendante de la taille lorsqu'il y a une corrélation entre le niveau d'asymétrie et la taille du caractère. Une dépendance de l'asymétrie envers la taille du caractère peut influencer de trois façons les conclusions faites dans une étude sur la stabilité du développement: 1) si le niveau d'asymétrie dépend de la taille du caractère et que certains échantillons ont, pour ce caractère, une taille plus grande que d'autres, alors de fausses différences dans l'asymétrie fluctuante peuvent survenir entre les échantillons parce que les échantillons avec une taille plus grande montrent plus d'asymétrie fluctuante, 2) si l'asymétrie fluctuante dépend de la taille moyenne du caractère entre les échantillons, et que la taille moyenne varie entre les échantillons, les différences trouvées dans la stabilité du développement entre les échantillons peuvent être un artefact causé par la variation de la taille: les échantillons avec une moyenne de taille plus élevée peuvent montrer plus d'asymétrie fluctuante, et 3) si l'asymétrie fluctuante dépend de la taille moyenne du caractère lorsque différents caractères sont comparés, les différences trouvées dans la stabilité du développement entre les caractères peuvent être un artefact de la différence de taille (Palmer, 1994).

Pour chaque caractère, on a effectué une régression linéaire de la différence absolue entre les deux côtés ($|D-G|$) par rapport à la taille moyenne du caractère $((D+G)/2)$ afin de vérifier si l'asymétrie fluctuante était dépendante de la taille du caractère parmi les individus. De plus, une régression entre $\log(\text{var}(D-G))$ et moyenne $((D+G)/2)$ a été faite pour détecter si l'asymétrie fluctuante est dépendante de la taille entre les caractères. Suite aux résultats obtenus, on choisira un indice approprié pour l'évaluation de l'asymétrie fluctuante. Palmer (1994) donne une liste des différents indices potentiels avec leurs avantages et leurs inconvénients.

2.4. Description des variables

2.4.1. Densité de population

À Ram Mountain, la taille de la population et la densité de population sont très corrélées car les mouflons n'agrandissent pas leur territoire lorsque la population augmente. Pour cette raison, la densité de population pour une année va être représentée par le nombre de femelles et de jeunes d'un an présents dans la population en juin lors de cette année. On considérera deux densités dans ce travail, soit la densité à la naissance de l'individu et la densité lors de l'année de la formation de l'annulus.

2.4.2. Masse corporelle

Les dates de capture pour les individus ont été codées à partir de 0 pour le 24 mai (début des saisons de capture) jusqu'à 139 pour le 10 octobre (fin des saisons de capture). Pour estimer la masse au 15 septembre des agneaux qui ont été capturés deux fois ou plus pendant l'été, un taux individuel d'accumulation de masse a été calculé par régression linéaire en utilisant les données de masse en fonction de la date codée de capture. La fonction linéaire était la suivante:

$$\text{équation 2.1} \quad \text{masse} = m(\text{date codée}) + b$$

Finalement, le taux individuel d'accumulation de masse a été utilisé pour ajuster la masse de chaque agneau au 15 septembre. Pour augmenter la taille d'échantillon, les agneaux ayant été capturés seulement une fois durant l'été ont aussi été considérés, cependant ils devaient avoir été capturés après le 46^e jour de la saison de capture (9 juillet). Après avoir séparé les individus nés à faible densité (1972 à 1985) et à haute densité (1986 à 1998), un taux moyen d'accumulation de masse pour chaque densité a été calculé par une régression linéaire en utilisant les données de masse en fonction de la date codée de capture (équation 2.1) de

l'ensemble des individus. Par la suite, l'ajustement de la masse au 15 septembre des agneaux, ayant été capturés une seule fois, a été fait à partir du taux moyen d'accumulation de masse correspondant à l'année de naissance de l'individu.

Les taux linéaires individuels d'accumulation de masse des mâles capturés au moins deux fois par été ont été utilisés pour ajuster la masse au 15 septembre. L'accumulation de masse pendant l'été pour les mâles suit une relation linéaire si l'on distribue la masse en fonction de la racine carrée du nombre de jour depuis le début de la saison (24 mai). Donc, la fonction linéaire était la suivante:

équation 2.2
$$\text{masse} = m(\text{date codée})^{1/2} + b$$

2.4.3. Le climat

Les données concernant le climat ont été prises par Environnement Canada à la station météorologique de Nordegg, située à environ 20 kilomètres à l'ouest de Ram Mountain à 1326 mètres d'altitude. Pour des raisons inconnues, les données du climat n'étaient pas disponibles pour toutes les années de l'étude. Pour vérifier l'impact du climat lors de la naissance de l'individu sur son niveau d'asymétrie fluctuante une fois adulte, la température moyenne (en °C) et la moyenne (en millimètres) des précipitations entre le 15 mai et le 15 juin ont été considérées. De plus, la température moyenne (°C) et la moyenne (en millimètres) des précipitations durant l'été de la formation de l'annulus (15 mai au 15 septembre) ont été prises pour vérifier si le climat durant l'été affecte la croissance des cornes.

2.5. Analyse statistique

Toutes les données de Ram Mountain ont été analysées en fonction de la circonférence de la base et de la longueur des annuli. Tous les tests effectués sont bilatéraux sauf s'il y a une

indication contraire et suivent les méthodes décrites par Sokal et Rohlf (1981). Les moyennes sont accompagnées de leur erreur type.

2.5.1 Effets des facteurs potentiels pris un à un

Au niveau des causes de l'asymétrie fluctuante, des régressions linéaires ont été faites lorsque les variables étaient considérées séparément pour voir quel était l'impact de ces variables sur l'asymétrie fluctuante. En premier lieu, des régressions linéaires ont été effectuées entre le niveau d'asymétrie fluctuante de l'individu une fois adulte et les différents stress vécus par celui-ci à sa naissance et par la suite, entre l'asymétrie et les stress potentiels qui sont survenus lors de la formation de l'annulus. Les années 1972 à 1985 ont été considérées comme les années à faible densité de population. Entre 1972 et 1980, 12 à 24 % des femelles adultes ont été enlevées de la population en septembre à chaque année ce qui a laissé des agneaux orphelins. Un test de Student a été fait pour comparer le niveau d'asymétrie entre les orphelins et les non-orphelins à faible densité.

2.5.2 Effets combinés des stress

L'asymétrie fluctuante peut résulter de l'influence de différents stress sur la croissance des caractères physiques. Par conséquent, les effets combinés de plusieurs stress devraient avoir un impact plus important sur le niveau d'asymétrie que les effets de ces mêmes stress pris un à un. De plus, les effets de certains stress peuvent être masqués par d'autres stress. Ainsi, une régression multiple a été faite entre l'asymétrie fluctuante des individus adultes et les stress qu'ils ont vécus à leur naissance pour savoir si ces stress ont eu une incidence sur la condition de l'individu tout au long de sa vie. Ce modèle comprend le nombre de femelles et de jeunes d'un an, la masse corporelle (kg) de l'agneau ajustée au 15 septembre, la moyenne journalière des précipitations (mm) et la température moyenne (°C) entre le 15 mai et le 15 juin de l'année de naissance de l'individu, les effets multiplicatifs de la densité et de la moyenne des

précipitations, de la densité et de la température moyenne, de la masse corporelle et de la moyenne des précipitations et finalement, les effets multiplicatifs de la masse corporelle et de la température moyenne à la naissance de l'individu.

Un deuxième modèle de régression multiple tente d'expliquer l'asymétrie fluctuante démontrée à chaque année au niveau des annuli par les stress qui sont présents lors de la formation de l'annulus. Ce modèle comprend le nombre de femelles et de jeunes d'un an, la masse corporelle (kg) de l'individu ajustée au 15 septembre, la moyenne journalière des précipitations (mm) et la température moyenne (°C) entre le 15 mai et le 15 septembre et les mêmes interactions entre ces variables que celles du modèle précédent. Les individus orphelins n'ont pas été considérés dans ces deux analyses puisque ceux-ci semblent avoir plus d'asymétrie que les non-orphelins (section 3.2.2) et parce qu'on les retrouve seulement à faible densité. De plus, dans ces deux modèles, les petits individus font référence aux mouflons dont la masse corporelle est inférieure à la moyenne.

2.5.3 Impact de l'asymétrie sur la survie

Des tests de Student ont été faits pour comparer le niveau d'asymétrie entre les individus qui sont morts l'année suivant la formation de l'annulus et ceux qui ont survécu. Deux groupes d'âge ont été considérés pour ces tests, soit les individus âgés de deux ans et les adultes. Des tests unilatéraux ont été effectués, pour chaque groupe d'âge, sur la circonférence de la base et sur la longueur de l'annulus car on s'attendait à trouver plus d'asymétrie chez les individus qui sont morts que chez ceux ayant survécu.

2.5.4 Influence de l'âge sur l'asymétrie

Une régression quadratique a été faite entre l'âge des individus et le niveau d'asymétrie fluctuante. Dans le but d'expliquer les variations de l'asymétrie avec l'âge, des tests de Student

appariés ont été utilisés pour comparer le niveau d'asymétrie fluctuante entre deux années consécutives chez un même individu. De plus, des tests U de Mann-Whitney ont été faits entre les individus tués par les chasseurs et ceux qui sont morts de façon naturelle pour vérifier si la chance d'être tué à la chasse était corrélée avec le niveau d'asymétrie fluctuante.

2.5.5 Croissance compensatoire des annuli

Lorsque l'on compare les mêmes annuli sur chacune des deux cornes, une croissance compensatoire au niveau des annuli se définit comme une croissance plus rapide de la corne du côté ayant eu une croissance plus faible l'année précédente. La présence d'une croissance compensatoire entre les annuli gauche et droit rendrait le calcul de l'asymétrie fluctuante beaucoup plus difficile et pourrait même compromettre l'utilisation des annuli pour l'évaluation de l'asymétrie. Pour vérifier s'il existe une croissance compensatoire entre deux annuli consécutifs du même mâle, des régressions linéaires ont été faites entre la différence des côtés (D-G) d'un annulus et celle de l'annulus formé l'année suivante. Une relation négative entre ces différences se traduirait par l'existence d'une croissance compensatoire. De plus, pour vérifier si un individu a une alternance au niveau de la croissance entre les deux côtés, un test de khi carré (χ^2) a été fait entre deux annuli consécutifs. Pour chaque annulus, les individus étaient classés 1 si la différence entre les côtés droit et gauche (D-G) était positive et 0 si la différence était négative. S'il n'y avait aucune différence entre les deux côtés alors ces individus étaient exclus de l'analyse. Finalement, si le test est significatif et qu'on remarque que les individus classés 0 ont tendance à être classés 1 l'année suivante et vice versa, alors on pourra conclure qu'il existe une croissance compensatoire.

CHAPITRE 3

RÉSULTATS

3.1 Analyse de l'asymétrie fluctuante

3.1.1 Évaluation des erreurs de mesures

En 1997, 31 mâles âgés de deux ans et plus ont été capturés jusqu'à trois fois pendant l'été. À chaque capture, la longueur et la base des quatre derniers annuli ont été remesurées, une autre fois, pour un total de 119 réplicats. Suite au protocole expliqué précédemment (section 2.3.1), 57 captures (26 mâles capturés de 1 à 4 fois) en 1998 ont permis d'obtenir 46 doubles séries de mesures (46 fois 2 mesures pour la longueur et pour la base de tous les annuli pour chaque corne). L'évaluation des erreurs de mesures pour les bases des annuli a été faite seulement à partir des données prises en 1998 (doubles séries de mesures) car lorsque l'on fait la différence entre la première mesure de la circonférence de la base (1^{ère} mesure prise après la formation de l'annulus) et une autre mesure prise quelques années plus tard, on observe que les bases rapetissent avec les années ($\mu_{\text{diff}} = 1,51 \pm 0,58$ cm, t-test apparié = 41,83, $n = 257$, $p < 0,0001$). La diminution de la circonférence de la base d'un annulus survient principalement l'année suivant la formation de cet annulus (différence entre la 1^{ère} mesure prise après la formation de l'annulus et celle prise un an plus tard, $\mu_{\text{diff}} = 1,16 \pm 0,48$ cm, t-test apparié = 22,47, $n = 85$, $p < 0,0001$) mais elle continue par la suite (différence entre la mesure prise un an après la formation de l'annulus et une autre mesure ultérieure, $\mu_{\text{diff}} = 0,12 \pm 0,37$ cm, t-test apparié = 2,95, $n = 79$, $p < 0,01$). La différence observée dans les tailles des échantillons ($257 \neq 85 + 79$) est attribuable au fait que la mesure de la circonférence de la base un an après la formation de l'annulus n'était pas toujours disponible puisque la circonférence des bases n'était pas mesurée systématiquement à chaque année. Pour la longueur des annuli,

tous les réplicats obtenus lors des deux années ont été utilisés puisque la longueur est invariable dans le temps ($\mu_{\text{diff}} = 0,005 \pm 0,35 \text{ cm}$, t-test apparié = 0,32, n = 548, p = 0,75).

Les effets des erreurs de mesures sur l'asymétrie ont été évalués pour chaque annulus par une ANOVA à deux facteurs. L'interaction (côtés X individus) n'est pas significative pour la longueur ($F_{7,24} = 0,87$, p = 0,54) et la base ($F_{9,20} = 1,20$, p = 0,35) du neuvième annulus. Ainsi, on ne considérera pas la longueur et la circonférence de la base du neuvième annulus dans les analyses subséquentes. Pour les autres annuli étudiés, l'interaction est significative (Tableau 2), ce qui justifie l'étude de l'asymétrie fluctuante sur la longueur et la circonférence de la base de ces annuli (annuli 2 à 8). Les différences observées entre les degrés de liberté de la circonférence de la base et ceux de la longueur de l'annulus (Tableau 2) proviennent de la façon dont les captures d'un même individu ont été considérées. Pour la circonférence des bases, les mesures prises lors de chaque capture d'un même individu étaient considérées comme indépendantes les unes des autres puisque les bases rapetissent avec le temps. Par contre, la longueur de l'annulus ne diminue pas avec les années, ainsi les données prises à chaque capture d'un même individu étaient considérées dans ce cas comme des réplicats des mesures précédentes. Ainsi, les degrés de liberté pour la longueur de l'annulus représentent le nombre d'individus différents ayant été mesurés et le nombre total de mesures faites tandis que les degrés de liberté de la circonférence de la base sont plutôt un indice du nombre de captures où l'annulus a été mesuré deux fois.

3.1.2 Asymétrie directionnelle

Un t-test apparié a été fait pour chaque caractère sur l'ensemble de la banque de données (1972-1998) dans le but de vérifier si en moyenne un côté est significativement plus long que l'autre parmi les individus. Parmi tous les annuli étudiés (Tableau 3), il y a seulement la longueur du cinquième annulus qui présente une asymétrie directionnelle ($t_{71} = -3,64$, $p < 0,001$). En moyenne le côté gauche est $0,179 \pm 0,049 \text{ cm}$ plus long que le côté droit. En

Tableau 2. Évaluation de l'effet des erreurs de mesures sur l'asymétrie pour la longueur et la circonférence de la base des annuli 2 à 8 des cornes des mouflons d'Amérique de la population de Ram Mountain, Alberta.

	longueur	circonférence de la base
2 ^e annulus	$F_{19,156} = 4,55 \text{ } p < 0,0001$	$F_{44,90} = 1,64 \text{ } p = 0,03$
3 ^e annulus	$F_{31,180} = 4,45 \text{ } p < 0,0001$	$F_{40,82} = 2,53 \text{ } p < 0,001$
4 ^e annulus	$F_{27,142} = 2,05 \text{ } p < 0,01$	$F_{28,58} = 1,94 \text{ } p = 0,02$
5 ^e annulus	$F_{22,120} = 1,97 \text{ } p < 0,01$	$F_{27,56} = 1,77 \text{ } p = 0,04$
6 ^e annulus	$F_{17,118} = 1,85 \text{ } p = 0,03$	$F_{21,44} = 3,23 \text{ } p < 0,001$
7 ^e annulus	$F_{15,80} = 1,84 \text{ } p = 0,04$	$F_{21,44} = 4,24 \text{ } p < 0,0001$
8 ^e annulus	$F_{12,50} = 2,18 \text{ } p = 0,03$	$F_{16,34} = 3,12 \text{ } p < 0,01$

Tableau 3. Différence moyenne (\pm erreur type) en cm entre les côtés des annuli (droit - gauche) et statistiques du test sur la présence de l'asymétrie directionnelle au niveau des annuli 2 à 8 des mouflons d'Amérique à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998.

	longueur			circonférence de la base		
2 ^e annulus	$\mu = 0,026 \pm 0,045$	$t_{134} = 0,58$	$p = 0,56$	$\mu = -0,046 \pm 0,044$	$t_{133} = -1,05$	$p = 0,30$
3 ^e annulus	$\mu = -0,005 \pm 0,028$	$t_{112} = -0,19$	$p = 0,85$	$\mu = 0,022 \pm 0,038$	$t_{107} = 0,59$	$p = 0,55$
4 ^e annulus	$\mu = -0,031 \pm 0,033$	$t_{96} = -0,95$	$p = 0,34$	$\mu = 0,033 \pm 0,048$	$t_{88} = 0,70$	$p = 0,49$
5 ^e annulus	$\mu = -0,179 \pm 0,049$	$t_{71} = -3,64$	$p < 0,001$	$\mu = -0,121 \pm 0,065$	$t_{69} = -1,86$	$p = 0,067$
6 ^e annulus	$\mu = -0,015 \pm 0,049$	$t_{46} = -0,30$	$p = 0,76$	$\mu = -0,106 \pm 0,081$	$t_{46} = -1,32$	$p = 0,19$
7 ^e annulus	$\mu = -0,039 \pm 0,075$	$t_{35} = -0,52$	$p = 0,61$	$\mu = -0,076 \pm 0,101$	$t_{32} = -0,75$	$p = 0,46$
8 ^e annulus	$\mu = 0,083 \pm 0,073$	$t_{22} = 1,13$	$p = 0,27$	$\mu = 0,083 \pm 0,138$	$t_{23} = 0,61$	$p = 0,55$

conséquence, pour les analyses subséquentes de l'asymétrie fluctuante, la longueur du cinquième annulus ne sera pas retenue.

3.1.3 Déviation de la normalité (antisymétrie)

Les différences (D-G) de la longueur et de la circonférence de la base du deuxième annulus ne suivent pas une distribution normale (Tableaux 4 et 5) pour les années 1972-1998. Les deux distributions ont un pic étroit avec des longues queues, c'est-à-dire qu'elles ont un étalement plus important que celui espéré d'une distribution normale (Tableau 5). Ainsi, on ne devrait pas tenir compte de ces deux caractères dans les futures analyses. Cependant, comme certains processus affectant la communication intercellulaire et le taux de croissance ou de division des cellules peuvent engendrer une distribution non-normale de la différence D-G (Palmer et Strobeck, 1992) et que l'étalement observé est principalement dû à des individus qui ne survivent pas jusqu'à trois ans ou qui sont orphelins (sections 3.2.2 et 3.3), on considérera malgré tout ces deux caractères (longueur et circonférence de la base pour le deuxième annulus) dans les analyses subséquentes. Tous les autres caractères, à l'exception de la longueur du 5^e et 9^e annulus et la circonférence de la base du 9^e annulus qui n'ont pas été retenues, suivent une distribution normale puisque les résultats des tests de la symétrie (skewness) (Tableau 4) et de l'aplatissement (kurtosis) (Tableau 5) ne sont pas significatifs.

3.1.4 Taille dépendance de l'asymétrie fluctuante

Pour chaque caractère étudié, aucune relation linéaire n'a été observée entre la différence absolue ($|D-G|$) et la taille moyenne du caractère (Tableau 6). De plus, aucune relation n'a été trouvée entre $\log(\text{var}(D-G))$ et la moyenne $((D+G)/2)$ lorsque le 2^e annulus était inclus dans l'analyse (longueur des annuli: $F = 0,14$, $r^2 = 0,03$, $p = 0,73$; circonférence de la base: $F = 2,53$, $r^2 = 0,34$, $p = 0,17$, Figure 4). On notera qu'en utilisant la variance de la différence entre les côtés on obtient un seul point par caractère étudié. Par contre, en ne

Tableau 4. Valeur de la symétrie g_1 (skewness) \pm l'erreur type (s_{g1}) de la distribution de la différence entre les côtés des annuli pour une population de mouflons d'Amérique située à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998.

	longueur		circonférence de la base	
2 ^e annulus	-0,190 \pm 0,209	p = 0,36	0,266 \pm 0,209	p = 0,20
3 ^e annulus	-0,194 \pm 0,227	p = 0,39	0,174 \pm 0,233	p = 0,46
4 ^e annulus	0,163 \pm 0,245	p = 0,51	0,167 \pm 0,255	p = 0,51
5 ^e annulus	-----		-0,128 \pm 0,287	p = 0,66
6 ^e annulus	-0,444 \pm 0,347	p = 0,20	-0,061 \pm 0,347	p = 0,86
7 ^e annulus	-0,687 \pm 0,393	p = 0,08	-0,345 \pm 0,409	p = 0,40
8 ^e annulus	-0,014 \pm 0,481	p = 0,98	0,378 \pm 0,472	p = 0,42

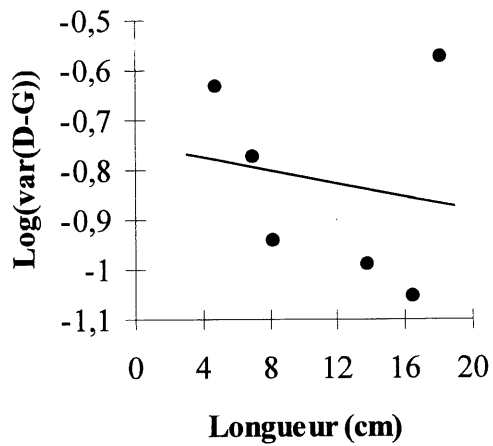
Tableau 5. Valeur de l'aplatissement g_2 (kurtosis) \pm l'erreur type (s_{g_2}) de la distribution de la différence entre les côtés des annuli pour une population de mouflons d'Amérique située à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998.

	longueur		circonférence de la base	
2 ^e annulus	1,441 \pm 0,414	p < 0,001	2,958 \pm 0,416	p < 0,0001
3 ^e annulus	0,550 \pm 0,451	p = 0,22	0,897 \pm 0,461	p = 0,052
4 ^e annulus	0,482 \pm 0,485	p = 0,32	0,171 \pm 0,506	p = 0,74
5 ^e annulus	-----		0,846 \pm 0,566	p = 0,14
6 ^e annulus	-0,099 \pm 0,681	p = 0,88	0,271 \pm 0,681	p = 0,69
7 ^e annulus	0,841 \pm 0,768	p = 0,27	0,347 \pm 0,798	p = 0,66
8 ^e annulus	-0,766 \pm 0,935	p = 0,41	-0,620 \pm 0,918	p = 0,50

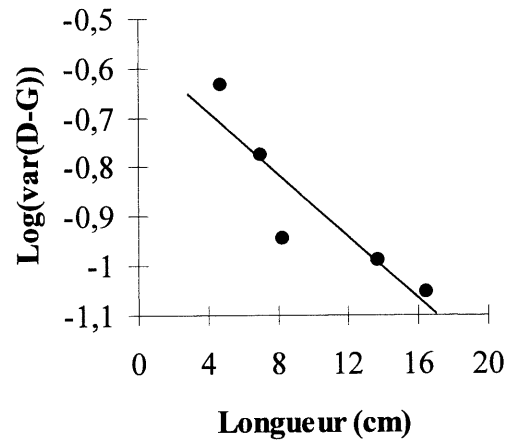
Tableau 6. Statistiques d'une régression linéaire vérifiant la dépendance de l'asymétrie absolue ($|D-G|$) envers la taille moyenne du caractère parmi les mouflons d'Amérique mâles de Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998.

	longueur				circonférence de la base			
2 ^e annulus	F = 2,33	$r^2 = 0,0165$	n = 141	p = 0,13	F = 0,03	$r^2 = 0,0002$	n = 134	p = 0,86
3 ^e annulus	F = 0,40	$r^2 = 0,0036$	n = 113	p = 0,53	F = 0,21	$r^2 = 0,0019$	n = 108	p = 0,65
4 ^e annulus	F = 2,98	$r^2 = 0,0304$	n = 97	p = 0,09	F = 0,24	$r^2 = 0,0028$	n = 89	p = 0,62
5 ^e annulus	-----				F = 0,49	$r^2 = 0,0071$	n = 70	p = 0,49
6 ^e annulus	F = 0,25	$r^2 = 0,0055$	n = 47	p = 0,62	F = 0,02	$r^2 = 0,0005$	n = 47	p = 0,88
7 ^e annulus	F = 0,22	$r^2 = 0,0065$	n = 36	p = 0,64	F = 0,001	$r^2 = 0,00003$	n = 33	p = 0,98
8 ^e annulus	F = 0,19	$r^2 = 0,0090$	n = 23	p = 0,67	F = 1,10	$r^2 = 0,0475$	n = 24	p = 0,31

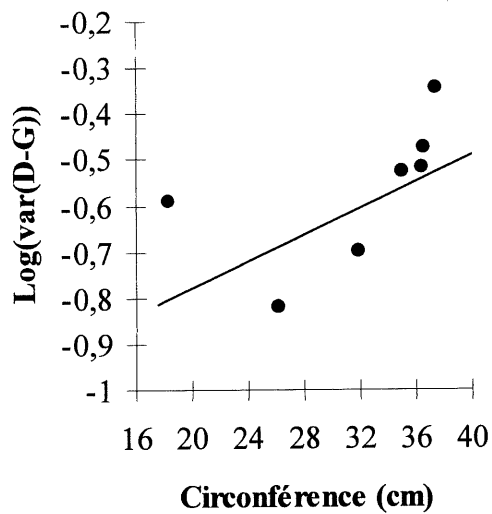
a)



b)



a)



b)

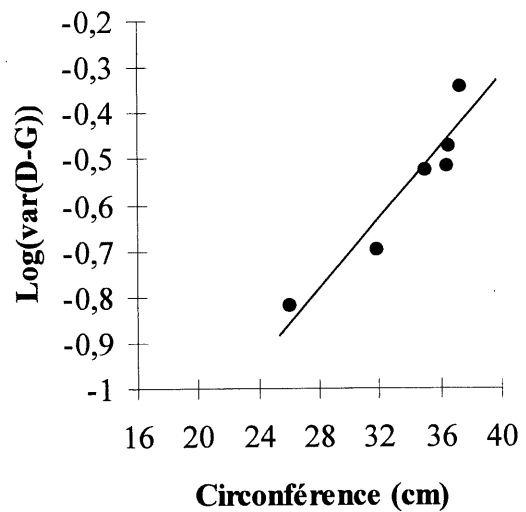


Figure 4. Relation linéaire entre le logarithme de la variance de la différence entre les côtés et la longueur moyenne (cm) des caractères des mouflons d'Amérique mâles de Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (a) avec 2^e annulus; (b) sans 2^e annulus.

considérant pas le 2^e annulus qui ne suit pas une distribution normale, on a obtenu une relation négative pour la longueur des annuli ($F = 13,54$, $r^2 = 0,82$, $p = 0,03$, Figure 4) et une relation positive ($F = 33,77$, $r^2 = 0,89$, $p < 0,01$, Figure 4) pour la circonférence de la base des annuli. Ainsi, la différence de taille entre les caractères influence le niveau d'asymétrie fluctuante. Cette influence est aussi présente en regroupant les annuli 2 à 8 à l'exception du 5^e annulus pour la longueur. En effet, le niveau d'asymétrie fluctuante absolue semble être influencé positivement par la longueur de l'annulus (Régression linéaire, $F = 3,16$, $r^2 = 0,007$, $n = 451$, $p = 0,076$) et par la taille de la base de l'annulus (Régression linéaire, $F = 10,51$, $r^2 = 0,02$, $n = 505$, $p = 0,001$), cependant dans les deux cas la taille du caractère explique au plus 2 % de la variabilité. Comme la circonférence de la base et la longueur de l'annulus sont dépendantes de l'âge de l'individu chez cette population de mouflons (Jorgenson *et al.*, 1998), on a aussi étudié la relation entre l'asymétrie absolue ($|D-G|$) et les résidus de la taille du caractère avec l'âge. Même s'il y a moins de 1 % de la variabilité expliquée, il semble y avoir une augmentation de l'asymétrie avec la longueur de l'annulus corrigée par l'âge (Régression linéaire, $F = 3,18$, $r^2 = 0,007$, $n = 451$, $p = 0,075$) tandis qu'il n'y a aucune tendance qui a été observée pour la circonférence de la base corrigée par l'âge (Régression linéaire, $F = 0,64$, $r^2 = 0,001$, $n = 505$, $p = 0,42$).

3.1.5 Choix de l'indice pour l'asymétrie fluctuante

Pour corriger la dépendance de l'asymétrie fluctuante envers la taille du caractère, on utilisera l'asymétrie fluctuante relative dans les analyses subséquentes. Cette asymétrie fluctuante se calcule en divisant la différence absolue entre les côtés ($|D-G|$) par la taille moyenne du caractère $((D+G)/2)$. Parmi les annuli étudiés, il y a seulement la longueur du 5^e annulus et le 9^e annulus (longueur et base) qui ne démontrent pas d'asymétrie fluctuante. Ainsi, on peut calculer le niveau d'asymétrie fluctuante pour la longueur (Tableau 7) et la circonférence de la base (Tableau 8) des annuli 2 à 8 à l'exception de la longueur du 5^e

Tableau 7. Statistiques sommaires (moyenne \pm erreur type) de la symétrie de la longueur des annuli des cornes des mouflons d'Amérique de la population de Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998.

	2 ^e annulus	3 ^e annulus	4 ^e annulus	5 ^e annulus	6 ^e annulus	7 ^e annulus	8 ^e annulus
Taille du caractère (cm)	18,11 \pm 0,35	16,48 \pm 0,26	13,74 \pm 0,17	10,48 \pm 0,17	8,29 \pm 0,16	6,93 \pm 0,31	4,74 \pm 0,27
46 Droit moins gauche (cm)	0,03 \pm 0,04	-0,01 \pm 0,03	-0,03 \pm 0,03	-0,18 \pm 0,05	-0,01 \pm 0,05	-0,04 \pm 0,08	0,08 \pm 0,07
Différence absolue (cm)	0,36 \pm 0,03	0,21 \pm 0,02	0,24 \pm 0,02	-----	0,26 \pm 0,03	0,32 \pm 0,05	0,28 \pm 0,05
Asymétrie fluctuante relative	0,02 \pm 0,002	0,01 \pm 0,001	0,02 \pm 0,002	-----	0,03 \pm 0,004	0,05 \pm 0,008	0,06 \pm 0,009
Taille d'échantillons	135	113	97	72	47	36	23

Tableau 8. Statistiques sommaires (moyenne \pm erreur type) de la symétrie au niveau de la circonférence de la base des annuli sur les cornes des mouflons d'Amérique de la population de Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998.

	2 ^e annulus	3 ^e annulus	4 ^e annulus	5 ^e annulus	6 ^e annulus	7 ^e annulus	8 ^e annulus
Taille du caractère (cm)	18,35 \pm 0,22	26,08 \pm 0,31	31,84 \pm 0,31	35,01 \pm 0,28	36,54 \pm 0,46	36,54 \pm 0,46	37,36 \pm 0,38
Droit moins gauche (cm)	-0,05 \pm 0,04	0,02 \pm 0,04	0,03 \pm 0,05	-0,12 \pm 0,07	-0,11 \pm 0,08	-0,08 \pm 0,10	0,08 \pm 0,14
Différence absolue (cm)	0,34 \pm 0,03	0,27 \pm 0,03	0,34 \pm 0,03	0,42 \pm 0,04	0,45 \pm 0,05	0,46 \pm 0,06	0,55 \pm 0,08
Asymétrie fluctuante relative	0,019 \pm 0,002	0,011 \pm 0,001	0,011 \pm 0,001	0,012 \pm 0,001	0,012 \pm 0,001	0,013 \pm 0,002	0,015 \pm 0,002
Taille d'échantillons	134	108	89	70	47	33	24

annulus. Cependant, on considérera principalement les annuli 2 à 4 dans les analyses subséquentes à cause des faibles tailles d'échantillons des autres annuli.

3.2 Causes de l'asymétrie fluctuante

3.2.1 Stress lors de la naissance (variables prises séparément)

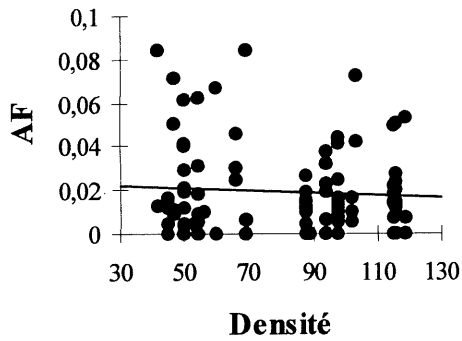
Il avait été prédit que l'augmentation de la densité amènerait une augmentation de l'asymétrie fluctuante. Cependant, la densité de population à la naissance de l'individu n'influence pas l'asymétrie fluctuante présente au niveau de la longueur des annuli (2^e annulus, $F = 0,40$, $r^2 = 0,004$, $n = 108$, $p = 0,53$; 3^e annulus, $F = 0,82$, $r^2 = 0,009$, $n = 95$, $p = 0,37$; 4^e annulus, $F = 2,02$, $r^2 = 0,02$, $n = 86$, $p = 0,16$, Figure 5) ou au niveau de la circonférence de la base des annuli (2^e annulus, $F = 1,57$, $r^2 = 0,01$, $n = 112$, $p = 0,21$; 3^e annulus, $F = 0,08$, $r^2 = 0,001$, $n = 97$, $p = 0,77$; 4^e annulus, $F = 0,21$, $r^2 = 0,003$, $n = 83$, $p = 0,65$, Figure 5) chez les individus âgés de deux ans et plus.

Il était prévu que plus les agneaux avaient une masse corporelle élevée au 15 septembre, moins ils auraient d'asymétrie fluctuante une fois adulte. Contrairement à ce qu'il avait été prédit, la masse corporelle (kg) de l'agneau à elle seule n'avait aucune influence sur le niveau futur d'asymétrie fluctuante autant pour la longueur des annuli (2^e annulus, $F = 0,52$, $r^2 = 0,008$, $n = 67$, $p = 0,47$; 3^e annulus, $F = 0,013$, $r^2 = 0,0002$, $n = 57$, $p = 0,91$; 4^e annulus, $F = 3,33$, $r^2 = 0,07$, $n = 48$, $p = 0,07$, Figure 6) que pour la circonférence de la base (2^e annulus, $F = 0,25$, $r^2 = 0,004$, $n = 70$, $p = 0,62$; 3^e annulus, $F = 0,94$, $r^2 = 0,02$, $n = 60$, $p = 0,34$; 4^e annulus, $F = 0,25$, $r^2 = 0,005$, $n = 49$, $p = 0,62$, Figure 6).

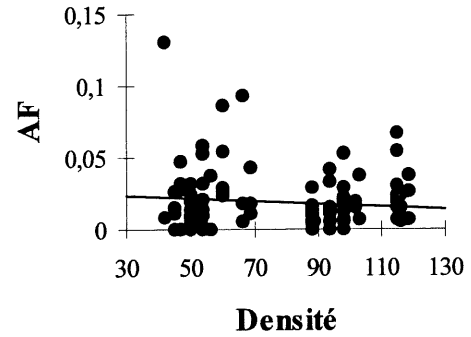
Il avait aussi été prévu que l'augmentation de la température moyenne (°C) ou de la moyenne des précipitations (mm) pour la période du 15 mai au 15 juin lors de l'année de naissance de l'individu amènerait une diminution du niveau d'asymétrie fluctuante à l'âge

2^e annulus

a)

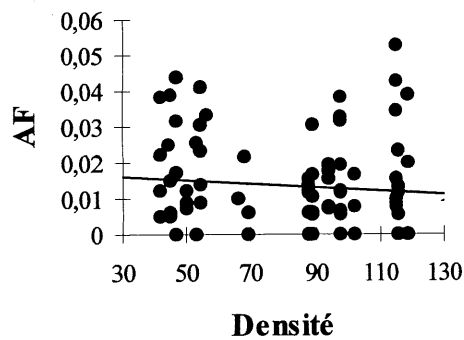


b)

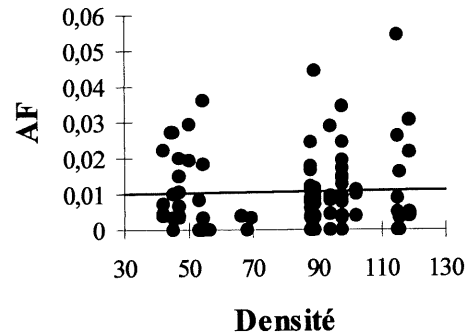


3^e annulus

a)

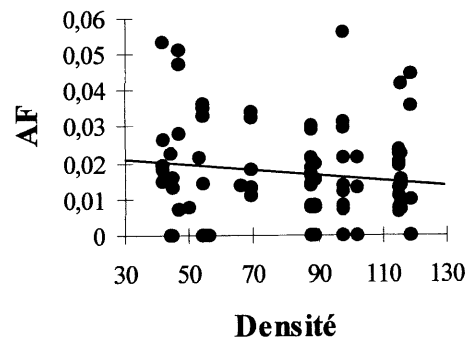


b)



4^e annulus

a)



b)

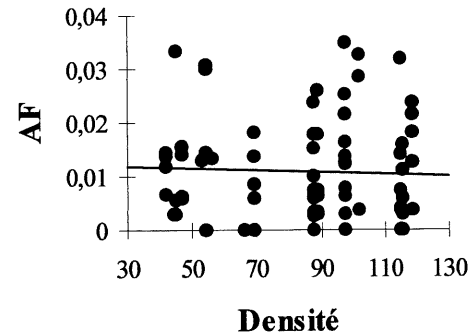
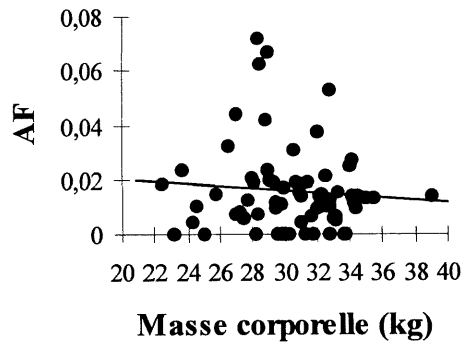


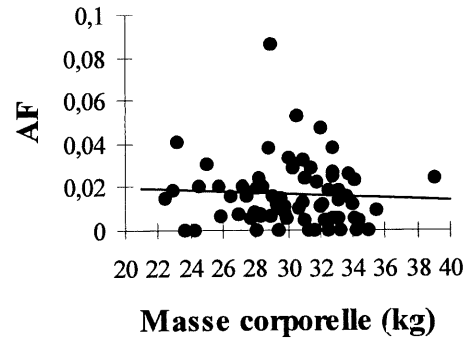
Figure 5. Relation entre l'asymétrie fluctuante (AF) et la densité de population lors de la naissance de l'individu pour une population de mouflons d'Amérique située à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (a) longueur de l'annulus; (b) circonférence de la base de l'annulus.

2^e annulus

a)

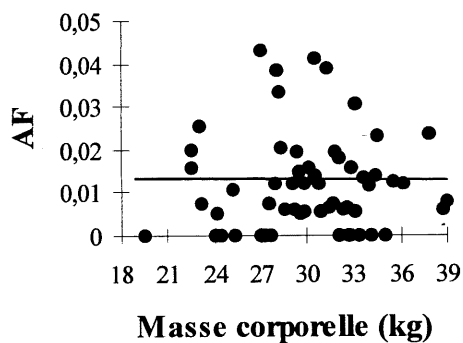


b)

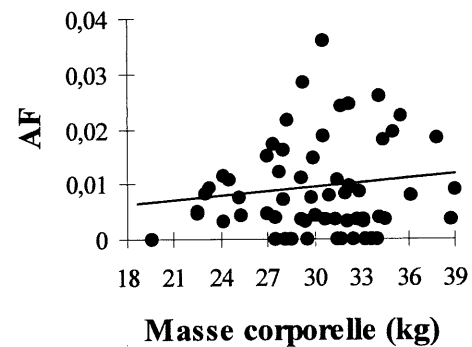


3^e annulus

a)

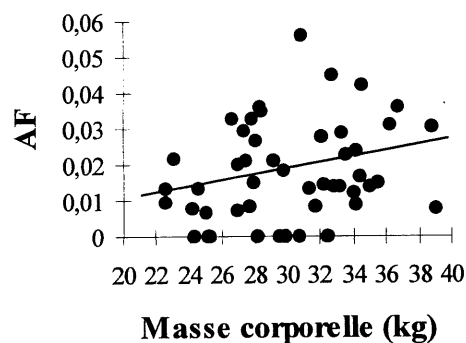


b)



4^e annulus

a)



b)

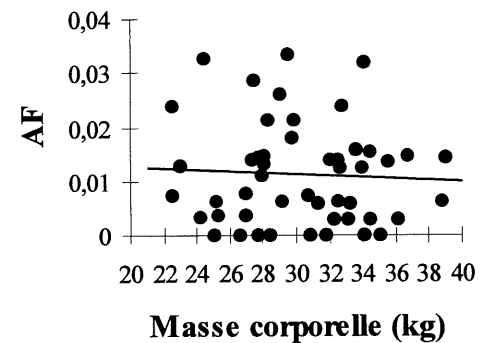


Figure 6. Relation entre l'asymétrie fluctuante (AF) et la masse corporelle (kg) de l'agneau au 15 septembre pour une population de mouflons d'Amérique située à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (a) longueur de l'annulus; (b) circonférence de la base de l'annulus.

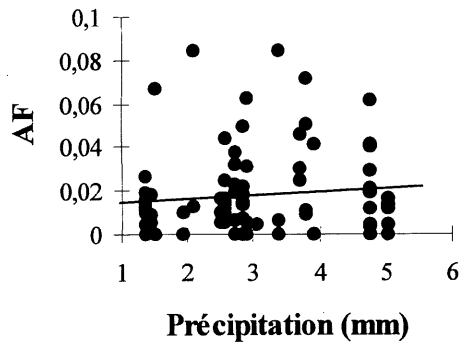
adulte. Aucune relation linéaire n'a été trouvée entre la moyenne des précipitations (mm) pour la période du 15 mai au 15 juin de l'année de naissance de l'individu et l'asymétrie fluctuante démontrée par la longueur des annuli (2^e annulus, $F = 0,89$, $r^2 = 0,009$, $n = 95$, $p = 0,35$; 3^e annulus, $F = 1,41$, $r^2 = 0,02$, $n = 83$, $p = 0,24$; 4^e annulus, $F = 0,37$, $r^2 = 0,005$, $n = 74$, $p = 0,55$, Figure 7) et par la circonférence de la base des annuli (2^e annulus, $F = 0,48$, $r^2 = 0,005$, $n = 99$, $p = 0,49$; 3^e annulus, $F = 0,04$, $r^2 = 0,001$, $n = 86$, $p = 0,84$; 4^e annulus, $F = 0,80$, $r^2 = 0,01$, $n = 72$, $p = 0,37$, Figure 7). Par contre, l'augmentation de la température moyenne entre le 15 mai et le 15 juin de l'année de naissance de l'individu semble faire diminuer l'asymétrie fluctuante de la longueur des annuli (Figure 8). Cependant, la relation est significative seulement dans le cas du troisième annulus (2^e annulus, $F = 1,28$, $r^2 = 0,01$, $n = 95$, $p = 0,26$; 3^e annulus, $F = 10,01$, $r^2 = 0,11$, $n = 83$, $p < 0,01$; 4^e annulus, $F = 1,97$, $r^2 = 0,03$, $n = 74$, $p = 0,16$) et la valeur du r^2 est généralement très faible. Pour ce qui est de la circonférence de la base des annuli, l'asymétrie fluctuante n'est pas influencée par la température à la naissance (2^e annulus, $F = 0,79$, $r^2 = 0,008$, $n = 99$, $p = 0,38$; 3^e annulus, $F = 0,005$, $r^2 = 0,00006$, $n = 86$, $p = 0,94$; 4^e annulus, $F = 0,18$, $r^2 = 0,003$, $n = 72$, $p = 0,68$, Figure 8).

3.2.2 Stress lors de la formation de l'annulus (variables prises séparément)

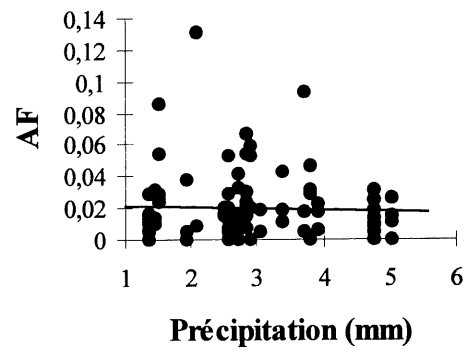
Il avait été prévu que le niveau d'asymétrie fluctuante chez les mâles devrait augmenter avec l'augmentation de la densité de population lors de la formation de l'annulus. Aucune relation n'a été obtenue pour le deuxième annulus (longueur, $F = 1,31$, $r^2 = 0,012$, $n = 108$, $p = 0,26$; base, $F = 1,72$, $r^2 = 0,015$, $n = 112$, $p = 0,19$, Figure 9) et le 4^e annulus (longueur, $F = 2,02$, $r^2 = 0,02$, $n = 86$, $p = 0,16$; base, $F = 0,51$, $r^2 = 0,006$, $n = 83$, $p = 0,48$, Figure 9) mais on remarque une tendance de l'asymétrie fluctuante à diminuer lorsque la densité augmente contrairement à ce qu'il avait été prédit. Cette tendance devient significative dans le cas du 3^e annulus. L'augmentation de la densité fait diminuer l'asymétrie fluctuante présente suite à la croissance de l'annulus à trois ans ($F = 4,75$, $r^2 = 0,05$, $n = 95$, $p = 0,03$, Figure 9) mais n'a pas d'influence lors de la croissance de la base du 3^e annulus ($F = 0,006$, $r^2 = 0,00007$,

2^e annulus

a)

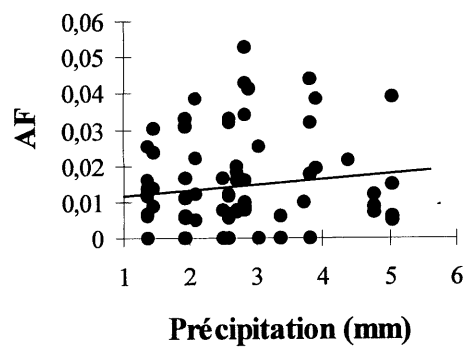


b)

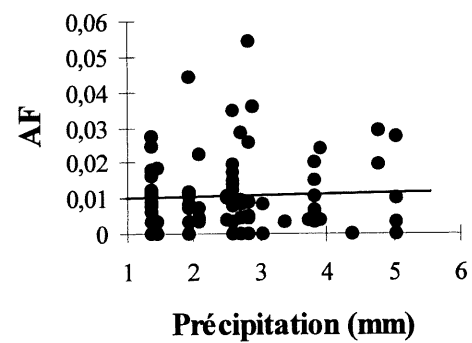


3^e annulus

a)

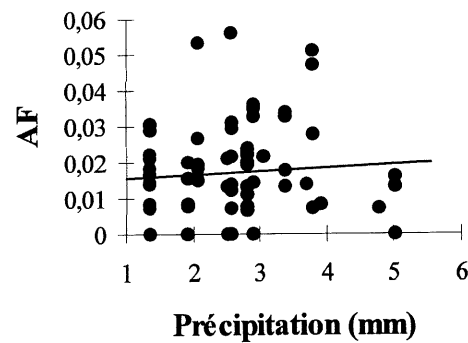


b)



4^e annulus

a)



b)

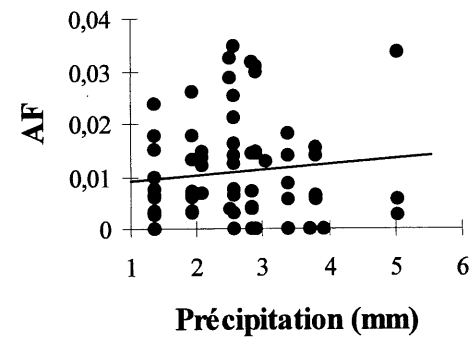
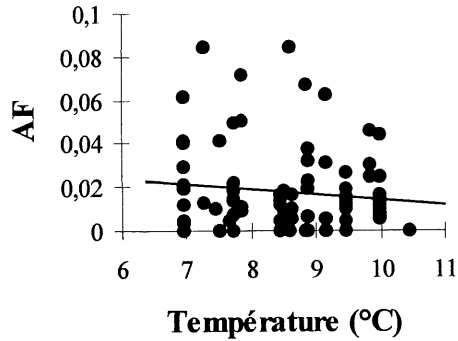


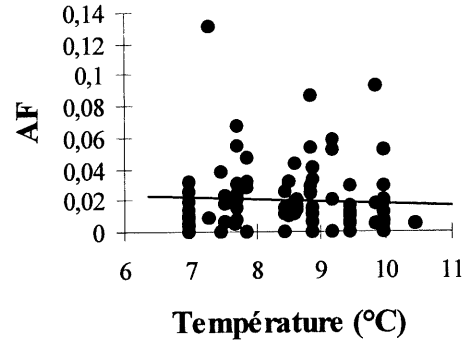
Figure 7. Relation entre l'asymétrie fluctuante (AF) et la moyenne des précipitations (mm) lors de la naissance de l'individu pour une population de mouflons d'Amérique située à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (a) longueur; (b) circonférence de la base.

2^e annulus

a)



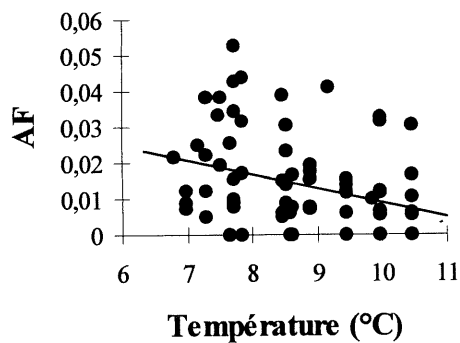
b)



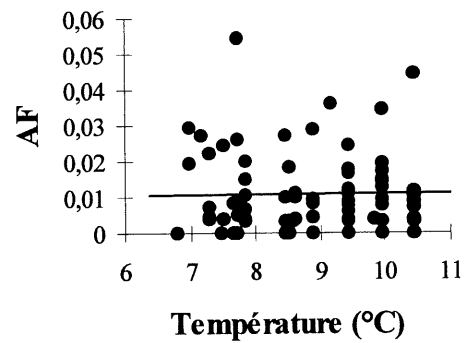
3^e annulus

**

a)

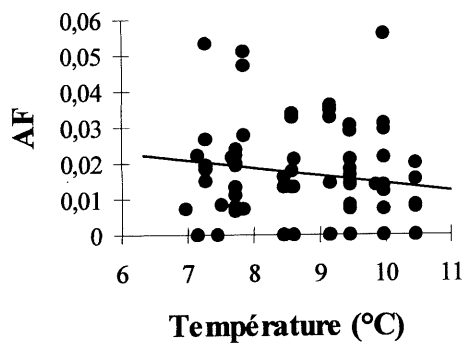


b)



4^e annulus

a)



b)

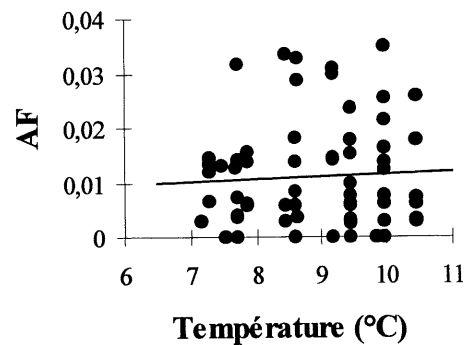
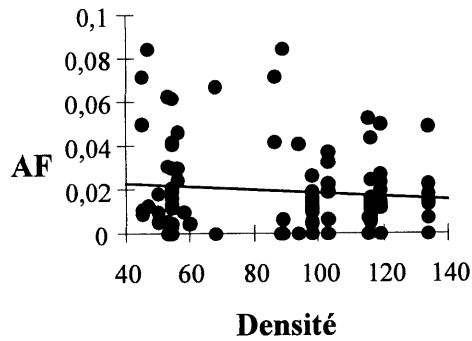


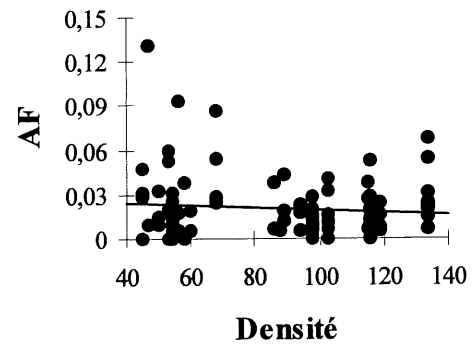
Figure 8. Relation entre l'asymétrie fluctuante (AF) et la température moyenne (°C) à la naissance des individus pour une population de mouflons d'Amérique à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (a) longueur; (b) circonférence de la base. (** signifie relation significative)

2^e annulus

a)



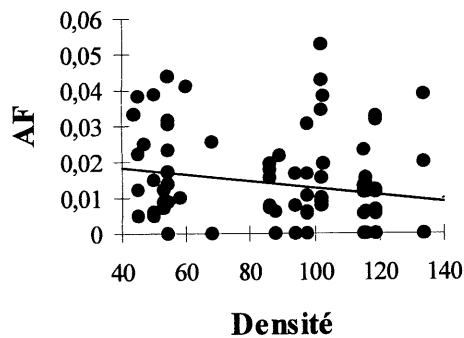
b)



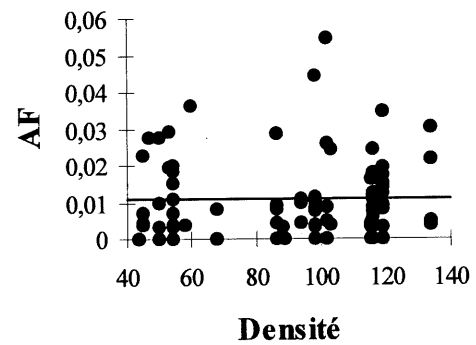
3^e annulus

**

a)

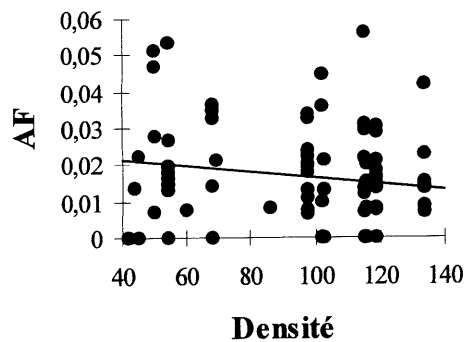


b)



4^e annulus

a)



b)

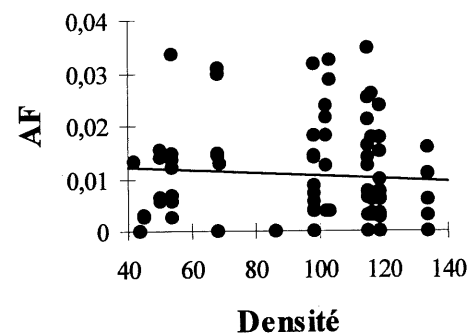


Figure 9. Relation entre l'asymétrie fluctuante (AF) et la densité lors de la formation de l'annulus pour une population de mouflons d'Amérique à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (a) longueur; (b) circonférence de la base. (** signifie relation significative)

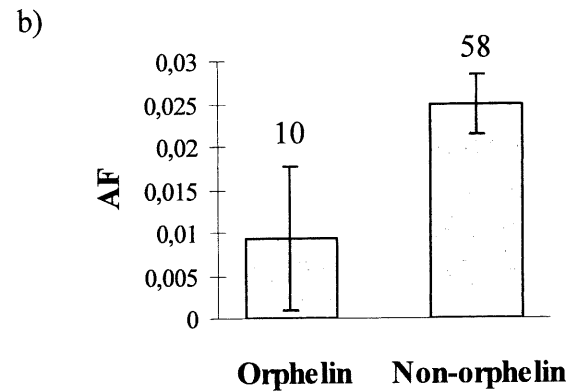
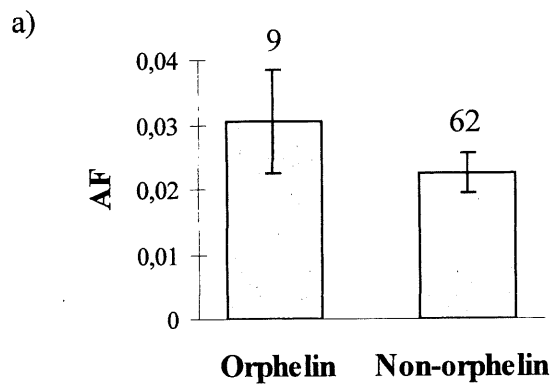
n = 97, p = 0,94, Figure 9). Cette relation négative pour la longueur du 3^e annulus est due à la présence d'orphelins à faible densité. En l'absence des orphelins, aucune relation n'est détectée (Régression linéaire, F = 1,14, $r^2 = 0,014$, n = 85, p = 0,29).

Les orphelins ont généralement plus d'asymétrie pour la longueur de l'annulus que les non-orphelins (Figure 10). Cependant, la différence est significative seulement pour la longueur du 3^e annulus (2^e annulus, $t_{69} = 0,94$, p = 0,35; 3^e annulus, $t_{47} = 2,22$, p = 0,03; 4^e annulus, $t_{39} = -0,26$, p = 0,79, test bilatéral). On remarque plutôt la tendance opposée pour les bases, c'est-à-dire que les orphelins ont moins d'asymétrie que les non-orphelins mais aucune différence est significative (2^e annulus, $t_{66} = -1,72$, p = 0,09; 3^e annulus, $t_{42} = -0,74$, p = 0,46; 4^e annulus, $t_{31} = -0,07$, p = 0,95, test bilatéral). Ces résultats ont été obtenus en comparant les orphelins avec les non-orphelins à faible densité. Les individus ayant vécu à haute densité n'ont pas été inclus dans l'analyse à cause de l'absence d'orphelins à haute densité.

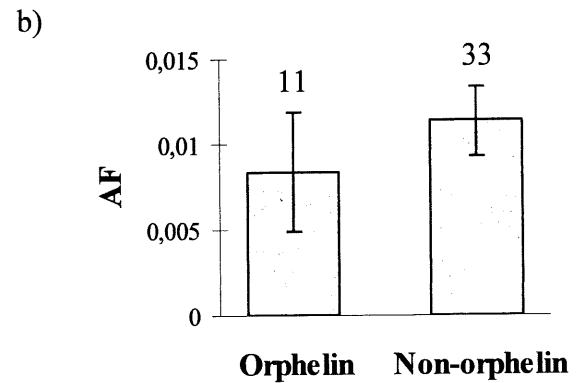
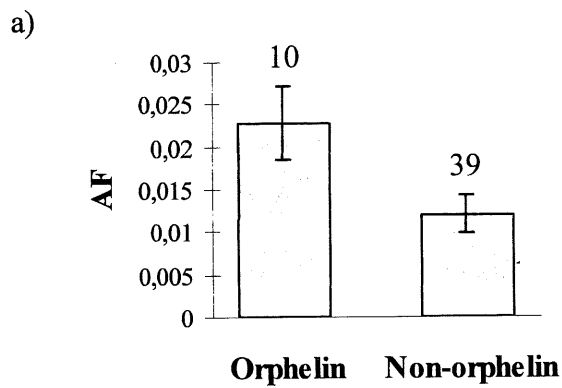
Il avait été prévu que plus la masse corporelle d'un individu est élevée lors de la formation de l'annulus moins il devrait y avoir d'asymétrie fluctuante. Cependant, l'asymétrie fluctuante n'est pas influencée par la masse corporelle de l'individu pour le 3^e annulus (longueur, F = 0,10, $r^2 = 0,001$, n = 88, p = 0,75; base, F = 2,02, $r^2 = 0,02$, n = 89, p = 0,16, Figure 11) et pour le 4^e annulus (longueur, F = 2,63, $r^2 = 0,05$, n = 53, p = 0,11; base, F = 1,77, $r^2 = 0,03$, n = 51, p = 0,19, Figure 11). Pour la longueur du 2^e annulus, il semble que la masse corporelle influence le niveau d'asymétrie fluctuante (F = 3,40, $r^2 = 0,03$, n = 97, p = 0,068, figure 11). En enlevant un individu (masse de 67,8 kg et asymétrie de 0,062) qui est mort à 3 ans, la relation devient significative (F = 6,88, $r^2 = 0,07$, n = 96, p = 0,01) mais seulement 7 % de la variabilité est expliquée. Finalement, pour la circonférence de la base du 2^e annulus aucune relation n'a été trouvée (F = 0,61, $r^2 = 0,006$, n = 101, p = 0,44, Figure 11).

On pensait que le climat pourrait avoir une influence sur le niveau d'asymétrie fluctuante des individus. Il avait été anticipé que l'asymétrie fluctuante devrait diminuer avec

2^e annulus



3^e annulus



4^e annulus

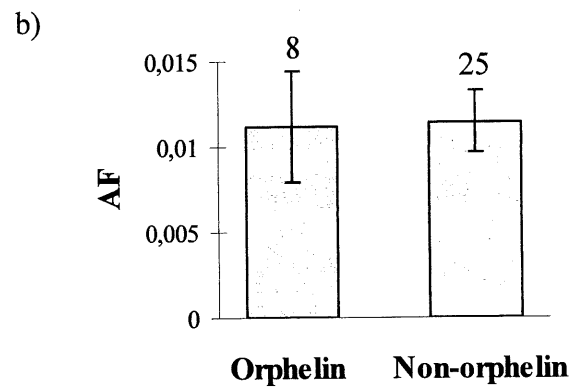
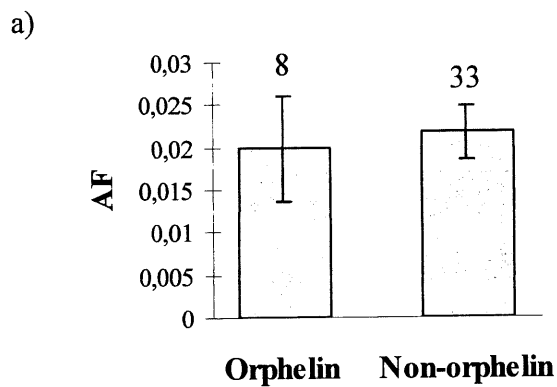
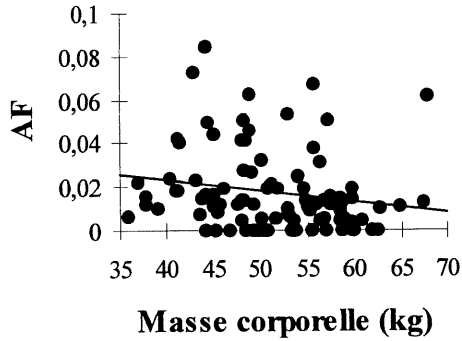


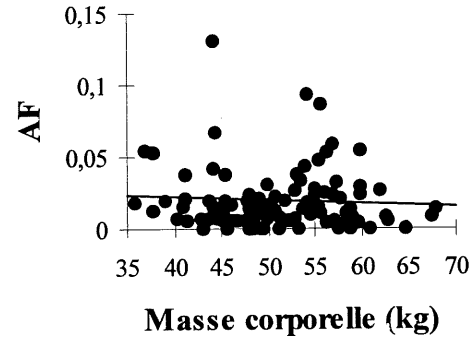
Figure 10. Relation entre l'asymétrie fluctuante (AF) et le fait d'être un orphelin ou non chez une population de mouflons d'Amérique à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1985. (a) longueur; (b) circonférence de la base. (** signifie relation significative)

2^e annulus

a)

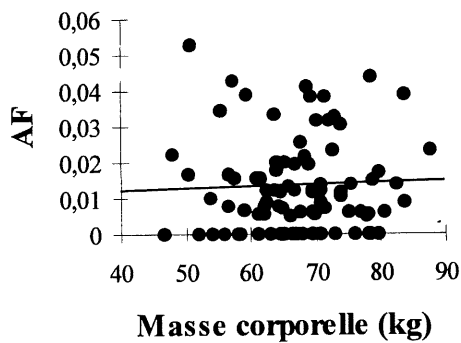


b)

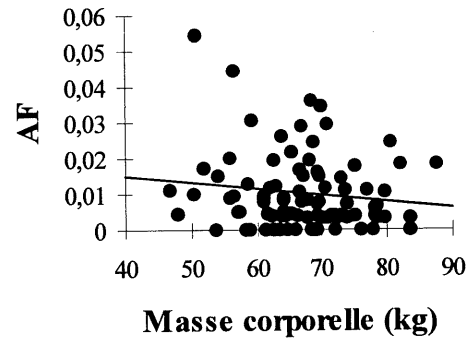


3^e annulus

a)

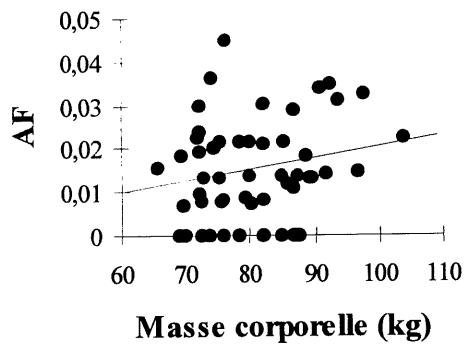


b)



4^e annulus

a)



b)

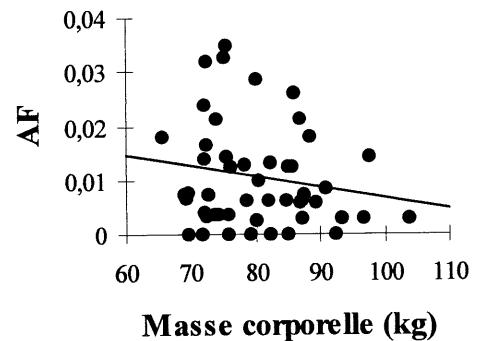


Figure 11. Relation entre l'asymétrie fluctuante (AF) et la masse corporelle (kg) au 15 septembre de l'été de la formation de l'annulus chez des mouflons d'Amérique à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (a) longueur; (b) circonférence de la base

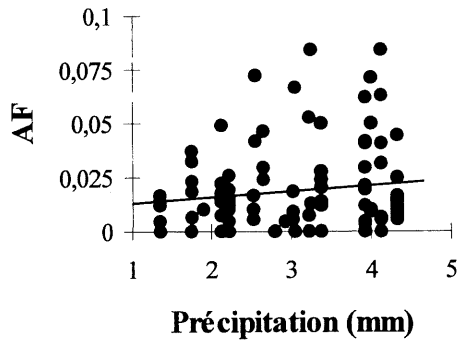
l'augmentation des précipitations durant l'été de la formation de l'annulus. L'asymétrie fluctuante au niveau de la longueur des annuli semble être influencée par la moyenne des précipitations (mm) pendant l'été (Figure 12). Par contre, l'augmentation des précipitations amène une diminution significative de l'asymétrie seulement pour le 4^e annulus (2^e annulus, $F = 2,19$, $r^2 = 0,02$, $n = 108$, $p = 0,14$; 3^e annulus, $F = 2,73$, $r^2 = 0,03$, $n = 95$, $p = 0,10$; 4^e annulus, $F = 4,02$, $r^2 = 0,05$, $n = 86$, $p = 0,048$). Au niveau de la circonférence des bases des annuli, les précipitations n'ont aucune influence sur l'asymétrie fluctuante (2^e annulus, $F = 0,40$, $r^2 = 0,004$, $n = 112$, $p = 0,53$; 3^e annulus, $F = 0,01$, $r^2 = 0,0001$, $n = 97$, $p = 0,92$; 4^e annulus, $F = 0,02$, $r^2 = 0,0003$, $n = 83$, $p = 0,88$, Figure 12). Finalement, il avait été prédit que l'augmentation de la température moyenne durant l'été amènerait une diminution de l'asymétrie fluctuante. Cette prédiction est vérifiée pour la circonférence de la base du 2^e annulus ($F = 21,56$, $r^2 = 0,16$, $n = 112$, $p < 0,0001$, Figure 13) et pour la longueur du 3^e annulus ($F = 6,58$, $r^2 = 0,07$, $n = 95$, $p = 0,01$, Figure 13). Même si cette prédiction n'est pas vérifiée pour les autres caractères étudiés, la même tendance est généralement respectée (longueur 2^e annulus, $F = 0,15$, $r^2 = 0,001$, $n = 108$, $p = 0,70$; base 3^e annulus, $F = 0,59$, $r^2 = 0,006$, $n = 97$, $p = 0,44$; longueur 4^e annulus, $F = 2,43$, $r^2 = 0,03$, $n = 86$, $p = 0,12$; base 4^e annulus, $F = 1,45$, $r^2 = 0,02$, $n = 83$, $p = 0,23$) par contre le pourcentage de variabilité expliquée par les changements de température est généralement très faible.

3.2.3 Effets combinés des stress à la naissance

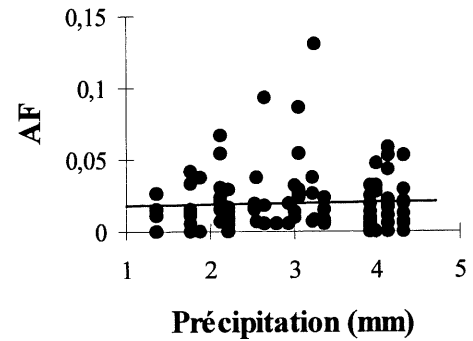
L'effet combiné de plusieurs stress peut avoir un impact plus important sur le niveau d'asymétrie que l'effet de ces mêmes stress pris séparément. Cependant, même en combinant les stress vécus par les individus lors de leur année de naissance, aucun stress ne semble avoir une influence sur le niveau d'asymétrie fluctuante pour la longueur du 2^e et 4^e annuli (Tableau 9). Cependant, le modèle à la naissance explique 40 % de la variance ($F = 2,93$, $p = 0,01$) de l'asymétrie pour la longueur du 3^e annulus. Pour ce modèle, la densité, les précipitations moyennes entre le 15 mai et le 15 juin et les effets multiplicatifs de la densité et de la

2^e annulus

a)

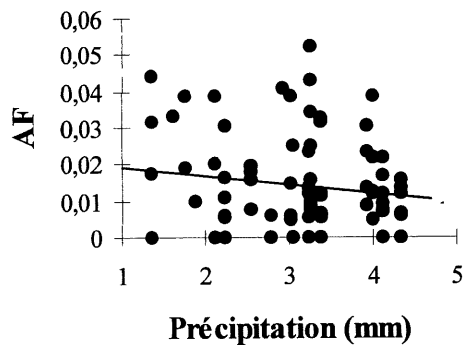


b)

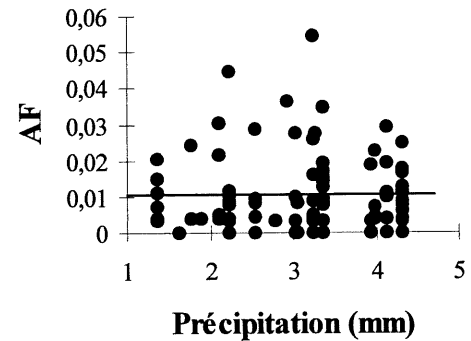


3^e annulus

a)



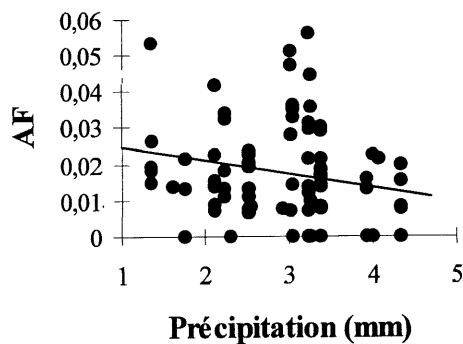
b)



4^e annulus

**

a)



b)

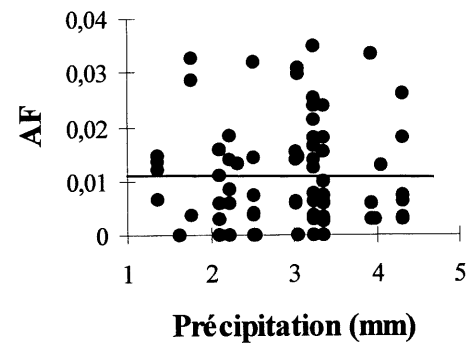
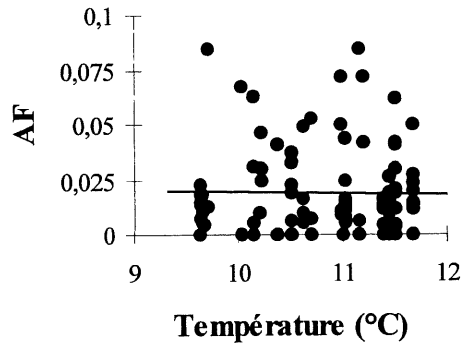


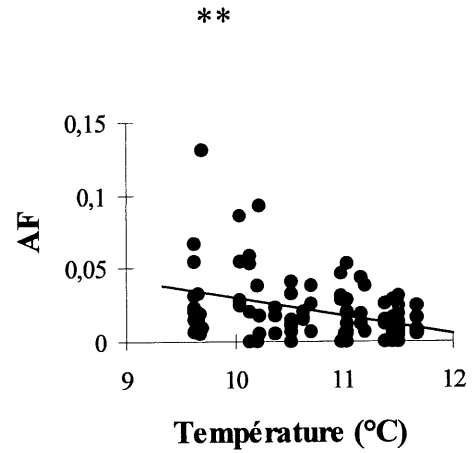
Figure 12. Relation entre l'asymétrie fluctuante (AF) et la moyenne des précipitations (mm) durant la formation de l'annulus chez les mouflons d'Amérique à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (a) longueur; (b) circonférence de la base. (** signifie relation significative)

2^e annulus

a)

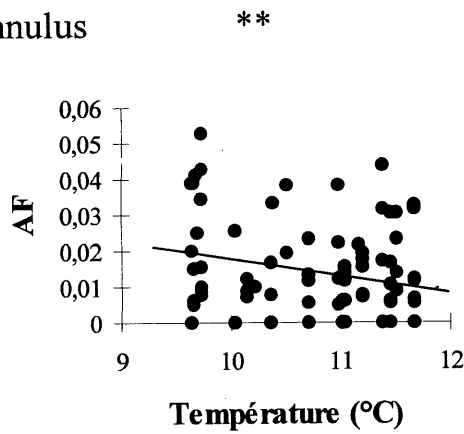


b)

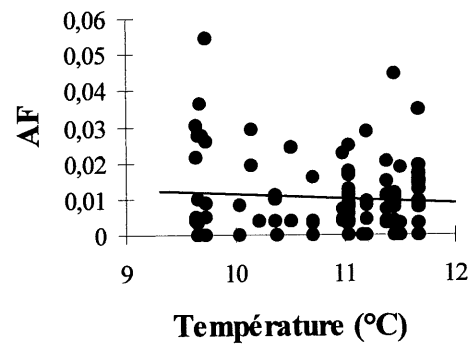


3^e annulus

a)

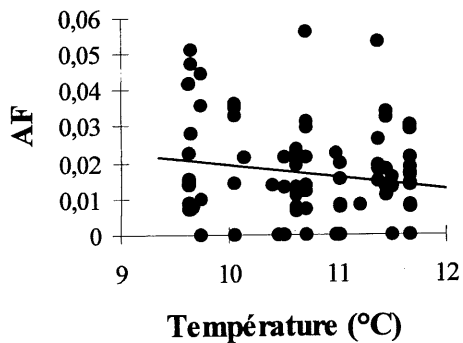


b)



4^e annulus

a)



b)

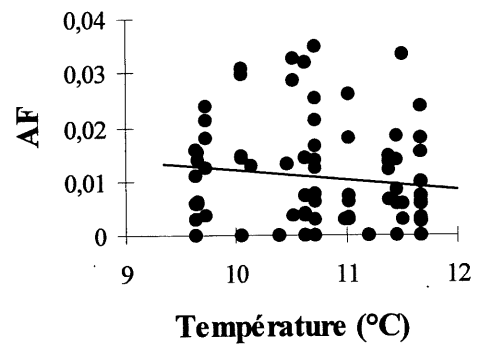


Figure 13. Relation entre l'asymétrie fluctuante (AF) et la température moyenne (°C) durant la formation de l'annulus chez des mouflons d'Amérique à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (a) longueur; (b) circonférence de la base. (**) signifie relation significative)

Tableau 9. Estimation des coefficients de la régression multiple où l'asymétrie fluctuante sur la longueur de l'annulus est expliquée par différents stress survenus l'année de la naissance de l'individu chez une population de mouflons d'Amérique située à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (** signifie relation significative)

	Estimé \pm erreur type	t	Prob > t	
<u>2^e annulus (n = 53)</u>				
densité	0,0008 \pm 0,0012	0,65	0,520	
poids	0,0011 \pm 0,0074	0,16	0,877	
précipitation	-0,0301 \pm 0,0237	-1,27	0,211	
température	0,0304 \pm 0,0259	1,17	0,247	
densité X précipitation	0,00003 \pm 0,0001	0,23	0,822	
densité X température	-0,0001 \pm 0,0001	-0,96	0,340	
poids X précipitation	0,0010 \pm 0,0008	1,24	0,222	
poids X température	-0,0005 \pm 0,0007	-0,66	0,510	
<u>3^e annulus (n = 44)</u>				
densité	0,0018 \pm 0,0009	2,03	0,050	**
poids	-0,0098 \pm 0,0051	-1,93	0,062	
précipitation	-0,0513 \pm 0,0237	-2,16	0,037	**
température	-0,0016 \pm 0,0150	-0,11	0,915	
densité X précipitation	0,0002 \pm 0,0001	1,82	0,077	
densité X température	-0,0003 \pm 0,0001	-2,68	0,011	**
poids X précipitation	0,0012 \pm 0,0008	1,52	0,137	
poids X température	0,0008 \pm 0,0004	1,87	0,070	
<u>4^e annulus (n = 36)</u>				
densité	0,0005 \pm 0,0011	0,47	0,642	
poids	-0,0075 \pm 0,0059	-1,28	0,213	
précipitation	-0,0252 \pm 0,0209	-1,21	0,238	
température	-0,0089 \pm 0,0198	-0,45	0,657	
densité X précipitation	0,0002 \pm 0,0002	1,13	0,269	
densité X température	-0,0002 \pm 0,0001	-1,25	0,223	
poids X précipitation	0,0003 \pm 0,0008	0,35	0,727	
poids X température	0,0008 \pm 0,0005	1,58	0,127	

température moyenne pour la période du 15 mai au 15 juin influencent le niveau d'asymétrie fluctuante (Tableau 9). L'augmentation des précipitations moyennes pour la période du 15 mai au 15 juin fait diminuer l'asymétrie de la longueur du 3^e annulus tandis que l'augmentation de la densité amènerait une augmentation de l'asymétrie sur ce caractère. Par ailleurs, l'impact de la température moyenne varie selon la densité de population (Figure 14). À faible densité, la température à la naissance n'a aucun effet sur le niveau d'asymétrie à 3 ans ($F = 0,005$, $r^2 = 0,0003$, $n = 31$, $p = 0,95$) tandis qu'à haute densité, plus la température est élevée pour la période du 15 mai au 15 juin moins les individus présentent de l'asymétrie fluctuante sur le 3^e annulus ($F = 12,54$, $r^2 = 0,20$, $n = 52$, $p < 0,001$).

Pour la circonférence de la base de l'annulus, il est impossible de dégager une tendance générale (Tableau 10), c'est-à-dire d'avoir un ou des stress à la naissance de l'individu qui affectent dans le même sens le niveau d'asymétrie au cours des années. Aucune variable n'a d'effet sur l'asymétrie fluctuante pour la base du 3^e et du 4^e annulus. Pour la circonférence de la base du 2^e annulus, l'asymétrie diminue avec l'augmentation de la moyenne des précipitations (mm) pour la période du 15 mai au 15 juin. De plus, l'asymétrie fluctuante est influencée par les effets multiplicatifs de la densité et de la température. À haute densité, l'augmentation de la température à la naissance amène une diminution de l'asymétrie ($F = 7,72$, $r^2 = 0,13$, $n = 53$, $p = 0,008$, Figure 15) tandis qu'à faible densité, elle n'a pas d'effet sur l'asymétrie fluctuante présente sur la base du 2^e annulus ($F = 2,84$, $r^2 = 0,08$, $n = 36$, $p = 0,10$, Figure 15). Les effets multiplicatifs du poids de l'agneau et des précipitations moyennes (mm) à la naissance de l'individu affectent aussi le niveau d'asymétrie fluctuante sur la circonférence de la base du 2^e annulus. Par contre, en considérant l'ensemble des individus de la banque de données (et non seulement ceux qui ont une mesure pour toutes les variables du modèle), les précipitations n'influencent pas l'asymétrie future chez les gros agneaux ($F = 0,16$, $r^2 = 0,005$, $n = 33$, $p = 0,69$, Figure 16) tandis que chez les petits agneaux l'asymétrie sur la base du 2^e annulus semble diminuer avec l'augmentation des précipitations au printemps de leur naissance ($F = 3,46$, $r^2 = 0,15$, $n = 22$, $p = 0,08$, Figure 16). Cependant, cette régression est due

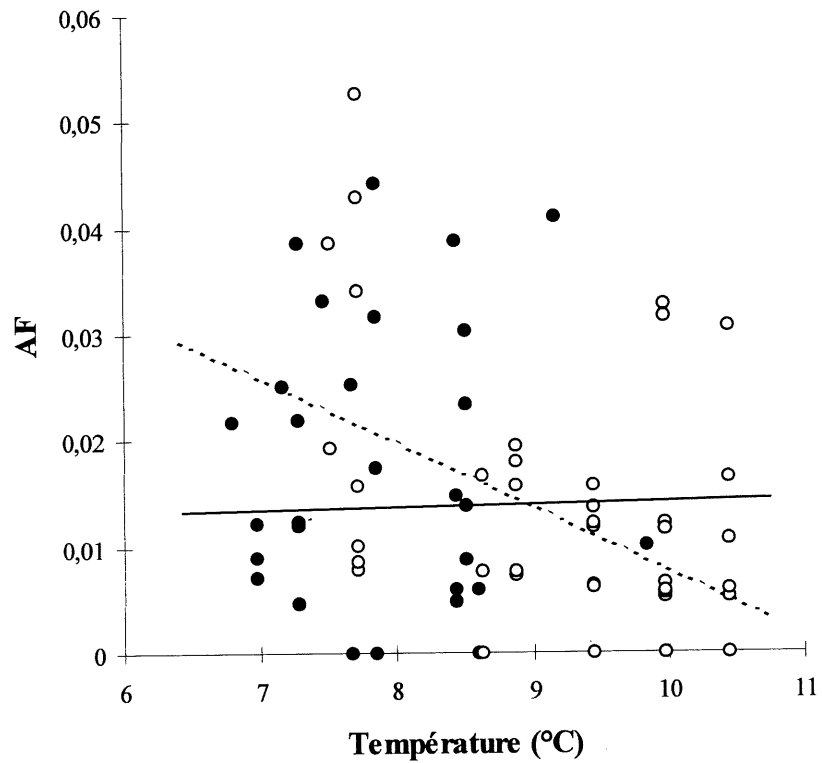


Figure 14. Impact de la température moyenne (°C) à la naissance de l'individu (15 mai au 15 juin) sur l'asymétrie fluctuante (AF) présente sur la longueur du 3^e annulus selon la densité de mouflons d'Amérique à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (Faible densité • et —, haute densité o et - - -)

Tableau 10. Estimation des coefficients de la régression multiple entre l'asymétrie fluctuante sur la base de l'annulus et les différents stress survenus lors de l'année de la naissance de l'individu chez une population de mouflons d'Amérique située à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (** signifie relation significative)

	Estimé \pm erreur type	t	Prob > t	
<u>2^e annulus (n = 55)</u>				
densité	0,0012 \pm 0,0011	1,14	0,261	
poids	-0,0049 \pm 0,0068	-0,72	0,474	
précipitation	-0,0643 \pm 0,0229	-2,81	0,007	**
température	0,0192 \pm 0,0231	0,83	0,412	
densité X précipitation	0,0002 \pm 0,0001	1,66	0,104	
densité X température	-0,0002 \pm 0,0001	-2,16	0,036	**
poids X précipitation	0,0016 \pm 0,0008	2,10	0,041	**
poids X température	0,00001 \pm 0,0007	0,02	0,984	
<u>3^e annulus (n = 46)</u>				
densité	0,0007 \pm 0,0008	0,85	0,402	
poids	0,0029 \pm 0,0046	0,63	0,530	
précipitation	-0,0162 \pm 0,0215	-0,76	0,454	
température	0,0236 \pm 0,0134	1,76	0,086	
densité X précipitation	0,0002 \pm 0,0001	1,66	0,106	
densité X température	-0,0001 \pm 0,0001	-1,39	0,173	
poids X précipitation	0,0001 \pm 0,0007	0,21	0,832	
poids X température	-0,0003 \pm 0,0004	-0,89	0,377	
<u>4^e annulus (n = 37)</u>				
densité	-0,0001 \pm 0,0009	-0,07	0,947	
poids	0,0028 \pm 0,0054	0,53	0,604	
précipitation	0,0081 \pm 0,0298	0,27	0,788	
température	0,0016 \pm 0,0161	0,10	0,922	
densité X précipitation	-0,0002 \pm 0,0002	-0,94	0,355	
densité X température	0,0001 \pm 0,0001	0,68	0,503	
poids X précipitation	0,0002 \pm 0,0008	0,19	0,852	
poids X température	-0,0004 \pm 0,0005	-0,78	0,440	

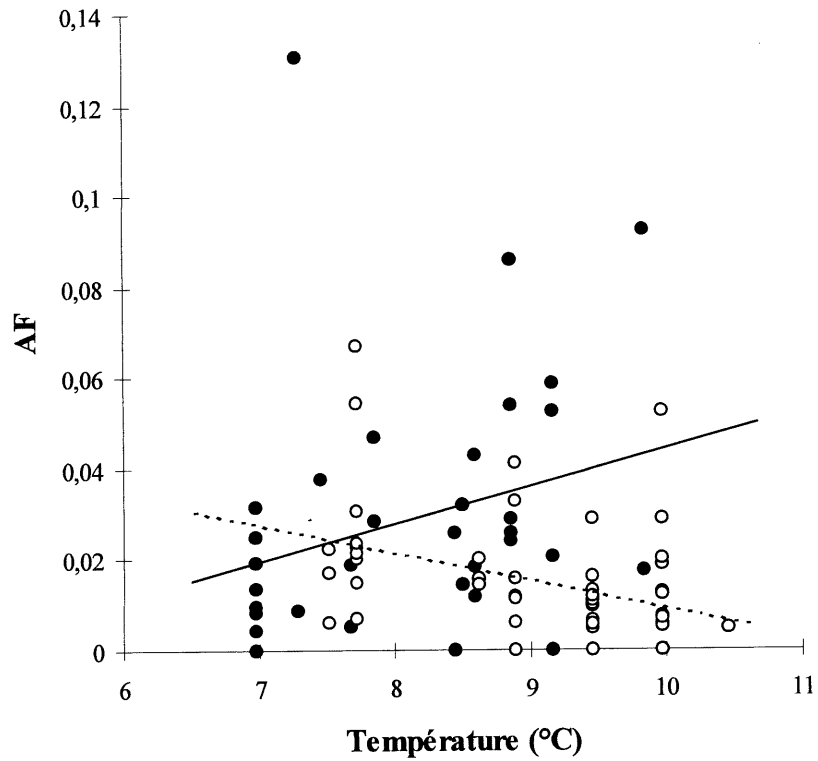


Figure 15. Impact de la température moyenne (°C) à la naissance de l'individu (15 mai au 15 juin) sur l'asymétrie fluctuante (AF) présente au niveau de la circonférence de la base du 2^e annulus selon la densité de mouflons d'Amérique à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (Faible densité • et —, haute densité o et ---)

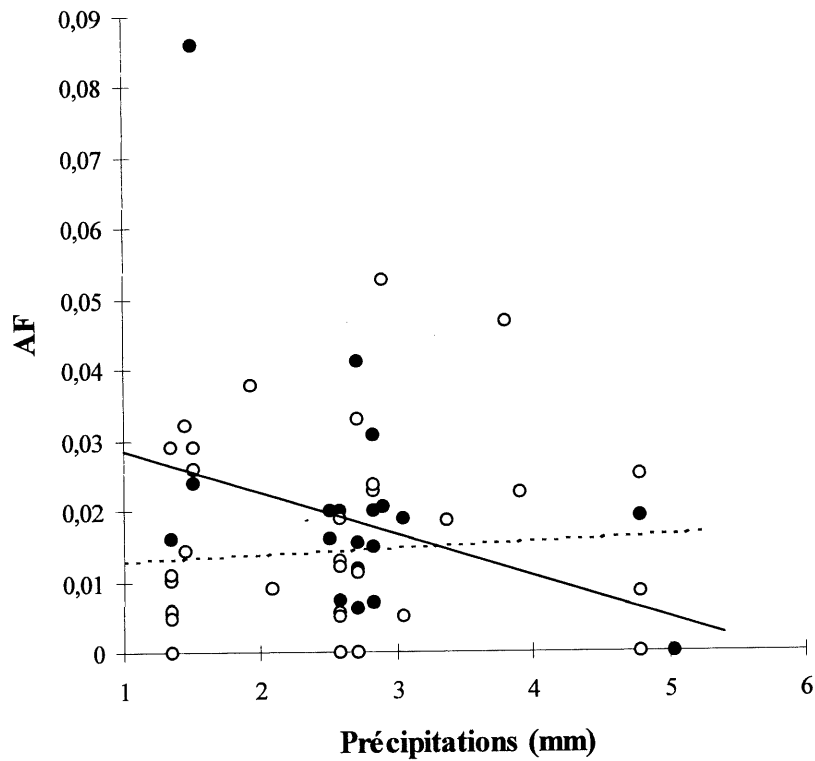


Figure 16. Impact des précipitations moyennes (mm) à la naissance de l'individu (15 mai au 15 juin) sur l'asymétrie fluctuante (AF) présente au niveau de la circonférence de la base du 2^e annulus selon la masse corporelle (kg) des mouflons d'Amérique à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (Petit agneau • et —, gros agneau o et ---)

principalement à un point ($AF = 0,086$ et précipitation = 1,51 mm), lorsque ce point est enlevé de l'analyse, la même tendance est observée mais elle est moins forte ($F = 1,62$, $r^2 = 0,08$, $n = 21$, $p = 0,22$).

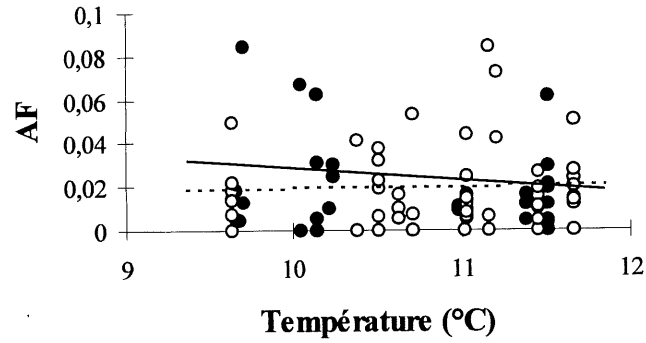
3.2.4 Effets combinés des stress lors de la formation de l'annulus

La densité de population, la température (°C) moyenne et les effets multiplicatifs de la densité et de la température semblent être des stress importants lors de la formation de l'annulus. À chaque année, ceux-ci ont un impact sur l'asymétrie présente au niveau de la longueur de l'annulus (Tableau 11). L'augmentation de la densité amène une diminution de l'asymétrie fluctuante pour la longueur du 2^e et 4^e annulus tandis que pour le 3^e annulus l'impact est moins fort mais la tendance à faire diminuer l'asymétrie est encore visible. L'augmentation de la température moyenne durant la formation de l'annulus fait aussi diminuer l'asymétrie fluctuante. Pour le 4^e annulus, on ne peut que remarquer une tendance à faire diminuer l'asymétrie mais cette relation est significative pour la longueur du 2^e et 3^e annulus. Par contre, les effets multiplicatifs de la densité et de la température ont un effet significatif dans les trois cas. L'impact semble généralement plus important à faible densité, car l'asymétrie fluctuante diminue avec l'augmentation de la température moyenne pendant l'été (Figure 17) contrairement à haute densité où la température n'a pas d'influence ou a une tendance à faire diminuer le niveau d'asymétrie. Si on considère les deux niveaux de densité séparément, on trouve une relation significative seulement pour le 4^e annulus à faible densité quoique la taille de l'échantillon est très faible (Faible densité, $F = 18,89$, $r^2 = 0,90$, $n = 4$, $p = 0,049$; Haute densité, $F = 0,17$, $r^2 = 0,004$, $n = 45$, $p = 0,66$, Figure 17) et pour le 3^e annulus à haute densité (Faible densité, $F = 0,50$, $r^2 = 0,03$, $n = 18$, $p = 0,49$; Haute densité, $F = 8,15$, $r^2 = 0,11$, $n = 67$, $p = 0,006$, Figure 17). Pour le 2^e annulus, on remarque aussi une interaction entre la densité et la température cependant, aucune relation n'est significative lorsqu'on considère les deux groupes séparément (Faible densité, $F = 0,70$, $r^2 = 0,02$, $n = 32$, $p = 0,41$; Haute densité, $F = 0,02$, $r^2 = 0,0003$, $n = 67$, $p = 0,89$, Figure 17).

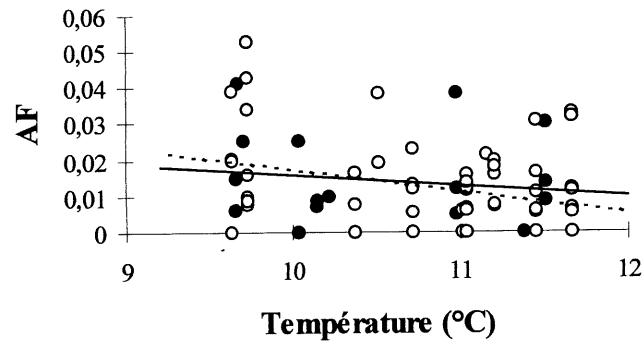
Tableau 11. Estimation des coefficients de la régression multiple où l'asymétrie fluctuante sur la longueur de l'annulus est expliquée par différents stress lors de la formation de l'annulus chez une population de mouflons d'Amérique située à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (** signifie relation significative)

	Estimé \pm erreur type	t	Prob > t	
<u>2^e annulus (n = 89)</u>				
densité	-0,0025 \pm 0,0011	-2,25	0,027	**
poids	-0,0105 \pm 0,0048	-2,20	0,031	**
précipitation	-0,0020 \pm 0,0240	-0,08	0,933	
température	-0,0693 \pm 0,0290	-2,39	0,019	**
densité X précipitation	-0,00006 \pm 0,0001	-0,58	0,566	
densité X température	0,0002 \pm 0,0001	2,22	0,030	**
poids X précipitation	0,0001 \pm 0,0004	0,38	0,706	
poids X température	0,0009 \pm 0,0004	1,98	0,051	**
<u>3^e annulus (n = 78)</u>				
densité	-0,0017 \pm 0,0009	-1,88	0,065	
poids	-0,0116 \pm 0,0031	-3,74	< 0,001	**
précipitation	-0,0051 \pm 0,0148	-0,34	0,734	
température	-0,0887 \pm 0,0230	-3,85	< 0,001	**
densité X précipitation	-0,0001 \pm 0,0001	-1,99	0,051	**
densité X température	0,0002 \pm 0,0001	2,17	0,033	**
poids X précipitation	0,0002 \pm 0,0002	1,02	0,310	
poids X température	0,0010 \pm 0,0003	3,69	< 0,001	**
<u>4^e annulus (n = 49)</u>				
densité	-0,0046 \pm 0,0017	-2,77	0,009	**
poids	-0,00003 \pm 0,0037	-0,01	0,994	
précipitation	0,0482 \pm 0,0331	1,46	0,153	
température	-0,0661 \pm 0,0339	-1,95	0,059	
densité X précipitation	-0,0001 \pm 0,0002	-0,57	0,572	
densité X température	0,0005 \pm 0,0002	2,50	0,017	**
poids X précipitation	-0,0005 \pm 0,0003	-1,53	0,135	
poids X température	0,0002 \pm 0,0004	0,50	0,620	

a)



b)



c)

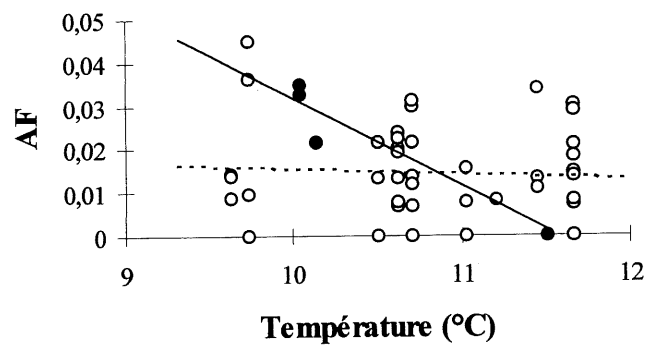


Figure 17. Impact de la température moyenne (°C) durant l'été de la formation de l'annulus sur l'asymétrie fluctuante (AF) présente au niveau de la longueur de l'annulus selon la densité des mouflons d'Amérique à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (a) 2^e annulus; (b) 3^e annulus; (c) 4^e annulus. (Faible densité • et —, haute densité o et ----)

La masse corporelle et les effets multiplicatifs de la masse corporelle et de la température ont aussi un impact sur l'asymétrie présente au niveau de la longueur du 2^e et 3^e annulus (Tableau 11). Plus la masse corporelle de l'individu est élevée à l'automne, moins l'annulus formé l'été précédent démontre de l'asymétrie, ce qui suggère que les individus en bonne condition ont moins d'asymétrie que ceux en piètre condition physique. De plus, on note une interaction significative entre la masse corporelle et la température. La température durant la formation de l'annulus semble affecter particulièrement les petits individus (Figure 18). Ainsi, l'augmentation de la température amène une diminution de l'asymétrie chez les individus en moins bonne condition (3^e annulus, $F = 19,33$, $r^2 = 0,31$, $n = 45$, $p < 0,0001$) tandis que les individus en bonne condition ne sont pas affectés par la température ou ils le sont moins (3^e annulus, $F = 0,81$, $r^2 = 0,03$, $n = 33$, $p = 0,38$). Cette relation est cependant moins forte pour le 2^e annulus (mauvaise condition, $F = 0,71$, $r^2 = 0,02$, $n = 48$, $p = 0,40$; bonne condition, $F = 0,04$, $r^2 = 0,001$, $n = 41$, $p = 0,84$).

Les effets multiplicatifs de la densité et des précipitations ont un impact sur l'asymétrie fluctuante de la longueur du 3^e annulus, mais non sur la longueur du 2^e et 4^e annulus (Tableau 11). L'augmentation des précipitations semble amener une diminution de l'asymétrie à haute densité ($F = 3,27$, $r^2 = 0,05$, $n = 67$, $p = 0,08$) par contre à faible densité, les individus sont très peu affectés par les changements de la quantité des précipitations ($F = 1,48$, $r^2 = 0,08$, $n = 18$, $p = 0,24$).

Contrairement à la longueur de l'annulus, en ce qui concerne la circonférence de la base de l'annulus, on n'a pas identifié de stress ayant un impact évident sur l'asymétrie. Premièrement, aucun stress n'a influencé l'asymétrie de la circonférence de la base du 4^e annulus. À défaut d'obtenir des relations significatives, on remarque pour la base du 2^e et 3^e annulus les mêmes tendances que pour la longueur de ces annuli (Tableau 12). Ainsi, l'augmentation de la température influence à la baisse le niveau d'asymétrie fluctuante. L'augmentation de la densité et de la masse corporelle semblent amener une diminution de

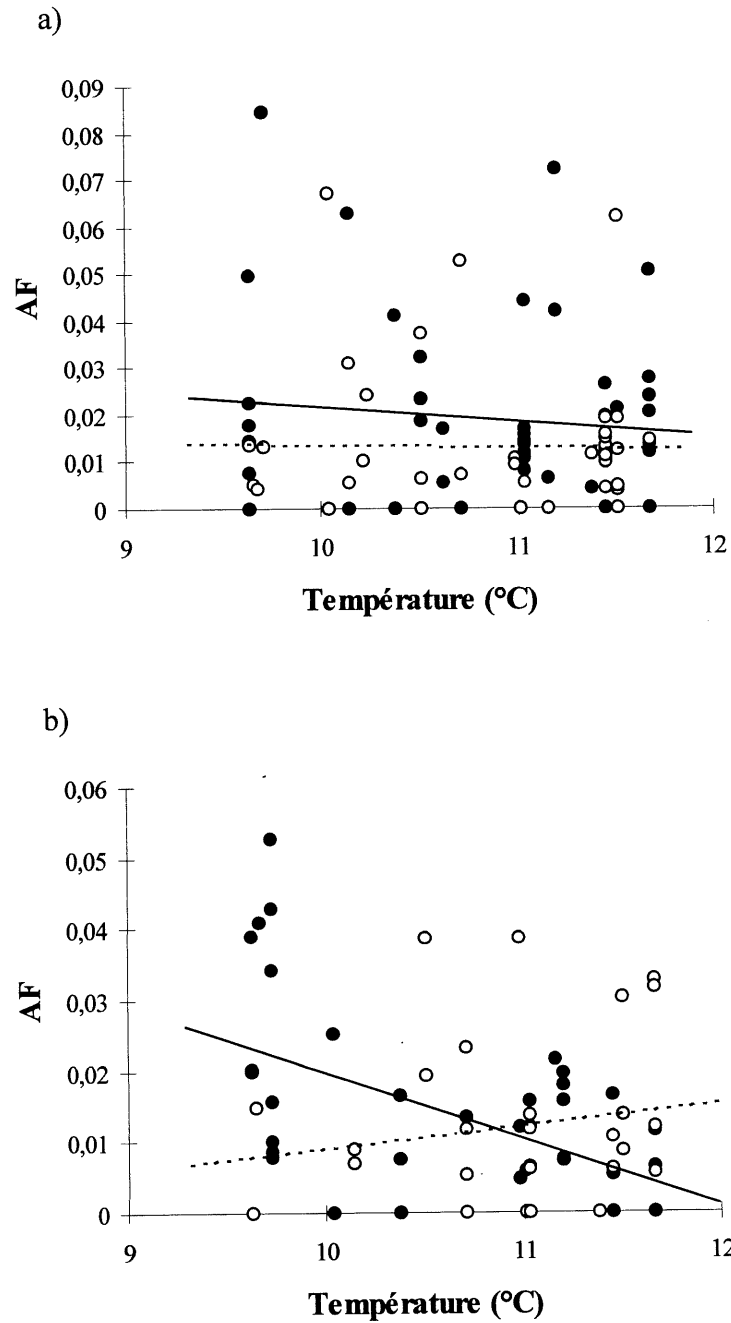


Figure 18. Impact de la température moyenne (°C) durant l'été de la formation de l'annulus sur l'asymétrie fluctuante (AF) présente au niveau de la longueur de l'annulus selon la masse corporelle (kg) des mouflons d'Amérique à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (a) 2^e annulus; (b) 3^e annulus. (Petit individu • et —, gros individu o et ---)

Tableau 12. Estimation des coefficients de la régression multiple où l'asymétrie fluctuante sur la base de l'annulus est expliquée par différents stress lors de la formation de l'annulus chez une population de mouflons d'Amérique située à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (** signifie relation significative)

	Estimé \pm erreur type	t	Prob > t	
<u>2^e annulus (n = 93)</u>				
densité	-0,0023 \pm 0,0012	-1,90	0,061	
poids	-0,0092 \pm 0,0052	-1,79	0,077	
précipitation	0,0115 \pm 0,0245	0,47	0,638	
température	-0,0752 \pm 0,0310	-2,43	0,017	**
densité X précipitation	-0,0001 \pm 0,0001	-0,61	0,546	
densité X température	0,0002 \pm 0,0001	1,79	0,078	
poids X précipitation	-0,0001 \pm 0,0004	-0,21	0,834	
poids X température	0,0008 \pm 0,0005	1,72	0,089	
<u>3^e annulus (n = 79)</u>				
densité	-0,0016 \pm 0,0009	-1,82	0,072	
poids	-0,0071 \pm 0,0031	-2,32	0,023	**
précipitation	-0,0332 \pm 0,0144	-2,30	0,024	**
température	-0,0481 \pm 0,0227	-2,12	0,038	**
densité X précipitation	-0,00003 \pm 0,0001	-0,56	0,581	
densité X température	0,0002 \pm 0,0001	1,88	0,065	
poids X précipitation	0,0005 \pm 0,0002	2,58	0,012	**
poids X température	0,0005 \pm 0,0003	1,80	0,077	
<u>4^e annulus (n = 47)</u>				
densité	-0,0034 \pm 0,0026	-1,31	0,198	
poids	-0,0029 \pm 0,0036	-0,79	0,433	
précipitation	-0,0187 \pm 0,0301	-0,62	0,539	
température	-0,0562 \pm 0,0405	-1,39	0,173	
densité X précipitation	0,0002 \pm 0,0002	1,06	0,295	
densité X température	0,0003 \pm 0,0002	1,12	0,271	
poids X précipitation	-0,0001 \pm 0,0003	-0,19	0,853	
poids X température	0,0003 \pm 0,0003	0,78	0,438	

l'asymétrie cependant, la relation est significative seulement pour l'influence de la masse corporelle sur l'asymétrie de la base du 3^e annulus. Les effets multiplicatifs de la densité et de la température semblent avoir un impact sur le niveau d'asymétrie. L'augmentation de la température amène généralement une diminution plus importante de l'asymétrie à faible densité qu'à haute densité (2^e annulus, Faible densité, $F = 6,26$, $r^2 = 0,17$, $n = 33$, $p = 0,018$, Haute densité, $F = 14,24$, $r^2 = 0,18$, $n = 69$, $p = 0,0003$; 3^e annulus, Faible densité, $F = 1,42$, $r^2 = 0,08$, $n = 19$, $p = 0,25$, Haute densité, $F = 0,22$, $r^2 = 0,003$, $n = 67$, $p = 0,64$, Figure 19). Il semble aussi que les effets multiplicatifs de la température et de la masse corporelle ont un impact sur le niveau d'asymétrie fluctuante quoique celui-ci est moins marqué. Finalement, les précipitations moyennes pendant l'été affectent l'asymétrie de la base du 3^e annulus tout comme les effets multiplicatifs des précipitations et de la masse corporelle (Tableau 12). Lorsqu'on considère séparément les individus ayant une masse corporelle supérieure à la moyenne et ceux ayant une masse corporelle inférieure à la moyenne, on remarque que les précipitations semblent affecter davantage les petits individus. L'augmentation des précipitations tend à faire diminuer l'asymétrie présente chez les petits individus ($F = 2,55$, $r^2 = 0,05$, $n = 46$, $p = 0,12$) mais non chez les plus gros ($F = 0,77$, $r^2 = 0,02$, $n = 33$, $p = 0,39$).

En résumé, la densité, la température, la condition de l'individu, les effets multiplicatifs de la température et de la densité et les effets multiplicatifs de la masse corporelle et de la température lors de la formation de l'annulus affectent le niveau d'asymétrie fluctuante mais l'impact de ces stress est plus évident sur la longueur de l'annulus que sur la circonférence de la base.

3.3. Relation entre l'asymétrie et la survie

Puisque la condition de l'individu affecte l'asymétrie fluctuante, cette dernière devrait être corrélée avec la survie des individus. On remarque que les individus qui survivent jusqu'à trois ans ont une croissance du deuxième annulus plus grande (mort, $15,78 \pm 0,95$ cm, $n = 18$;

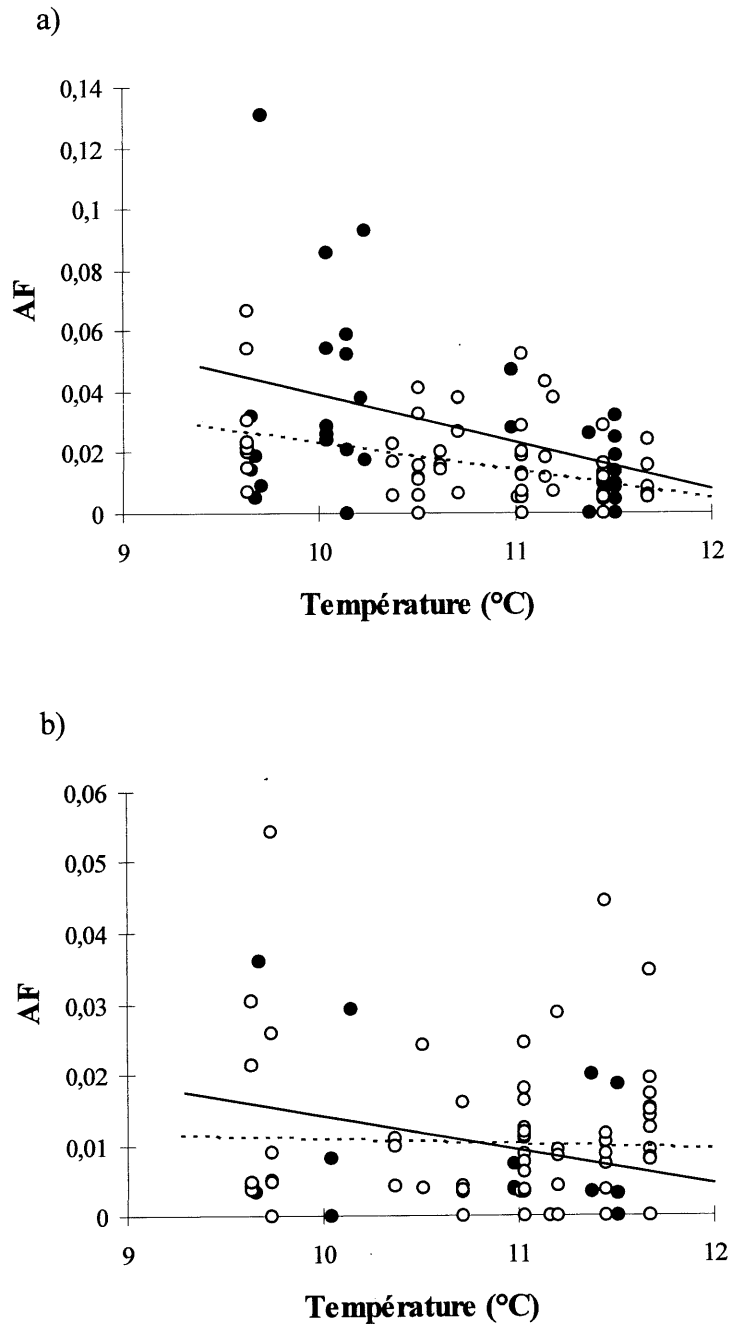


Figure 19. Impact de la température moyenne (°C) durant l'été de la formation de l'annulus sur l'asymétrie fluctuante (AF) présente au niveau de la circonférence de la base de l'annulus selon la densité des mouflons d'Amérique à Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (a) 2^e annulus; (b) 3^e annulus. (Faible densité • et —, haute densité o et ---)

survivant, $18,47 \pm 0,37$ cm, $n = 117$; $t = -2,64$, $p = 0,01$, test bilatéral) et moins d'asymétrie au niveau de la longueur de cet annulus ($t = 2,06$, $p = 0,02$, Tableau 13) que ceux qui meurent à deux ans. Cependant, pour la circonférence de la base de l'annulus, les individus qui ont survécu jusqu'à trois ans ont plus d'asymétrie que ceux qui sont morts ($t = -1,69$, $p = 0,05$, Tableau 13). De plus, les individus qui n'ont pas survécu ont une croissance de la base (différence avec l'année précédente) plus faible (mort, $8,23 \pm 0,61$ cm, $n = 13$; survivant, $9,55 \pm 0,26$ cm, $n = 75$; $t = -1,98$, $p = 0,05$). Pour les mâles adultes (≥ 3 ans), le niveau d'asymétrie fluctuante ne diffère pas entre les individus qui sont morts et ceux qui ont survécu (longueur, $t = -0,742$, $p = 0,77$; circonférence de la base, $t = -0,743$, $p = 0,77$, Tableau 13).

3.4. Influence de l'âge sur l'asymétrie

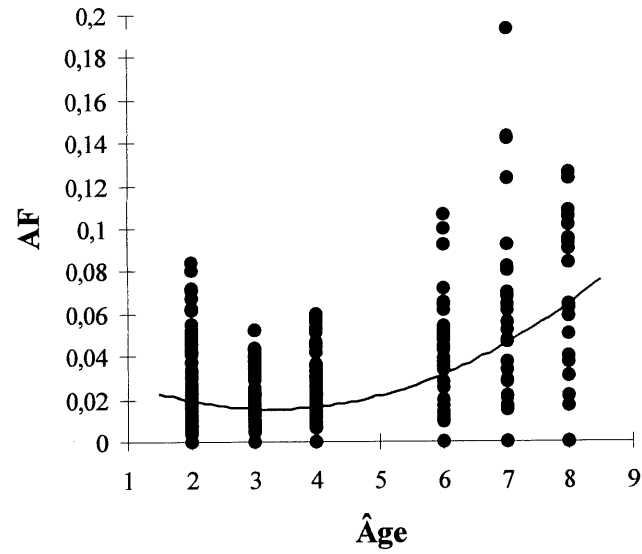
L'âge affecte l'asymétrie fluctuante retrouvée au niveau de la longueur de l'annulus et de la circonférence de la base de l'annulus (Figure 20). Une relation quadratique de l'âge explique 23 % de la variation de l'asymétrie ($F = 67,18$, $n = 451$, $p < 0,0001$) pour la longueur de l'annulus et 4 % de la variation ($F = 10,40$, $n = 505$, $p < 0,0001$) pour la circonférence de la base de l'annulus. Pour la longueur de l'annulus, la diminution du niveau d'asymétrie entre deux et trois ans est due principalement à la mort des individus de deux ans ayant beaucoup d'asymétrie fluctuante (Tableau 13) mais aussi à la diminution du niveau d'asymétrie entre ces deux années pour les animaux qui ont survécu (Tableau 14). Cependant, pour la circonférence de la base, la diminution observée est due uniquement à une baisse de l'asymétrie entre deux et trois ans chez les individus qui ont survécu (Tableau 14) puisque l'asymétrie sur ce caractère n'affecte pas la survie (Tableau 13).

L'asymétrie fluctuante augmente graduellement après 4 ans dans la population (Figure 20). Cette augmentation de l'asymétrie pour la longueur de l'annulus semble être due à une augmentation du niveau d'asymétrie avec l'âge chez les individus (Tableau 14). Cependant, probablement à cause des petites tailles d'échantillons aucune différence appariée d'une année

Tableau 13. Asymétrie fluctuante (moyenne \pm erreur type) au niveau de la longueur et de la circonférence de la base de l'annulus pour différentes classes d'âge de mouflons d'Amérique en relation avec la survie hivernale suivant la formation de l'annulus. Le nombre d'individus pour chaque catégorie est indiqué entre parenthèses.

	survie	
	non	oui
mâles de deux ans		
longueur	0,0293 \pm 0,0048 (18)	0,0188 \pm 0,0019 (117)
circonférence de la base	0,0112 \pm 0,0049 (19)	0,0202 \pm 0,0020 (115)
mâles de trois ans et plus		
longueur	0,0203 \pm 0,0041 (42)	0,0236 \pm 0,0017 (251)
circonférence de la base	0,0107 \pm 0,0014 (55)	0,0118 \pm 0,0006 (288)

a)



b)

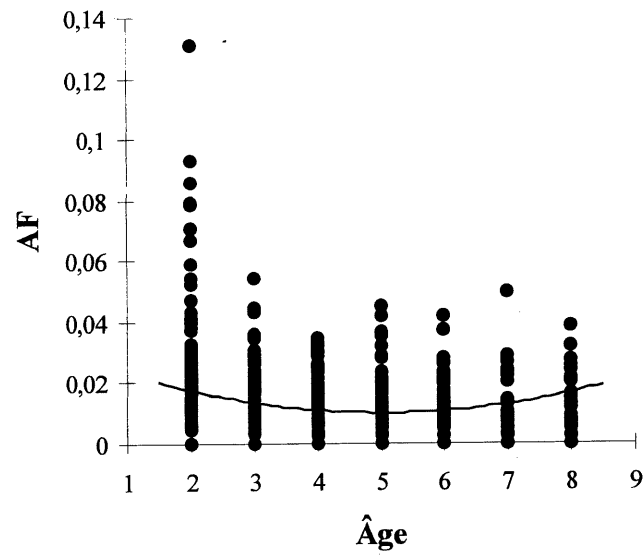


Figure 20. Relation entre le niveau d'asymétrie fluctuante (AF) et l'âge des mouflons d'Amérique de la population de Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (a) longueur de l'annulus, (b) circonférence de la base de l'annulus

Tableau 14. Variation du niveau d'asymétrie fluctuante (moyenne \pm erreur type) en cm entre deux années consécutives pour le même individu chez les mouflons d'Amérique mâles de Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. Un test bilatéral de Student a été effectué pour chaque différence entre deux annuli consécutifs. (** signifie relation significative)

	Moyenne \pm erreur type	N	t	p
longueur				
3 ^e - 2 ^e annuli	-0,00538 \pm 0,00257	81	-2,091	0,04 **
4 ^e - 3 ^e annuli	0,00378 \pm 0,00219	81	1,721	0,09
7 ^e - 6 ^e annuli	0,01263 \pm 0,01035	28	1,220	0,23
8 ^e - 7 ^e annuli	0,01567 \pm 0,01195	21	1,312	0,20
base				
3 ^e - 2 ^e annuli	-0,00601 \pm 0,00248	78	-2,422	0,02 **
4 ^e - 3 ^e annuli	-0,00118 \pm 0,00156	74	-0,759	0,45
5 ^e - 4 ^e annuli	0,00138 \pm 0,00157	56	0,880	0,38
6 ^e - 5 ^e annuli	0,00048 \pm 0,00220	41	0,219	0,83
7 ^e - 6 ^e annuli	0,00039 \pm 0,00258	27	0,153	0,88
8 ^e - 7 ^e annuli	0,00023 \pm 0,00322	22	0,071	0,94

à l'autre n'est significative. Cette augmentation de l'asymétrie n'est pas attribuable à un effet sélectif de la chasse car les individus tués par les chasseurs ont tendance à avoir plus d'asymétrie que ceux morts de façon naturelle pour le 4^e annulus ($U = 5,5$, $p = 0,057$) mais non pour le 6^e annulus ($U = 17,5$, $p = 0,73$). Cette tendance pour les individus tués à la chasse à avoir plus d'asymétrie pourrait provenir de la croissance plus rapide de leur 4^e annulus. Les individus tués par les chasseurs ($n = 3$) ont une croissance moyenne de 15,0 cm ($\pm 0,14$) comparativement à 13,7 cm ($\pm 0,17$) pour les autres mouflons ($n = 94$) ($U = 57$, $p = 0,08$). Pour la longueur du 6^e annulus, aucune différence n'a été détectée (individus tués par les chasseurs, $\mu = 8,85 \pm 0,76$ cm, $n = 4$, individus morts naturellement, $\mu = 8,24 \pm 0,17$ cm, $n = 43$, $U = 73$, $p = 0,65$).

L'augmentation de l'asymétrie retrouvée au niveau de la circonférence de la base dans la population après 4 ans pourrait être due à une augmentation de l'asymétrie chez les individus même si les différences d'asymétrie entre deux années consécutives ne sont pas différentes de zéro (Tableau 14) car il semble y avoir une faible augmentation de l'asymétrie entre la 4^e et la 8^e année pour les mêmes individus ($\mu = 0,0033 \pm 0,0022$, $n = 18$, $t = 1,47$, $p = 0,17$). Finalement, aucune différence dans le niveau d'asymétrie de la circonférence de la base n'a été trouvée entre les individus morts de façon naturelle et ceux tués par les chasseurs (4^e annulus, $U = 21$, $p = 1,00$, 5^e annulus, $U = 20,5$, $p = 0,82$, 6^e annulus, $U = 17$, $p = 0,73$) même si les individus tués par les chasseurs ont tendance à avoir moins d'asymétrie que les autres (Figure 21).

3.5 Asymétrie fluctuante vs croissance compensatoire

L'existence d'une croissance compensatoire entre les annuli impliquerait une relation linéaire négative entre deux annuli consécutifs car une croissance rapide la première année devrait se répercuter par une croissance plus faible l'année suivante et vice versa. Lorsque l'on considère la différence entre les deux côtés (D-G), on n'a trouvé aucune relation négative entre

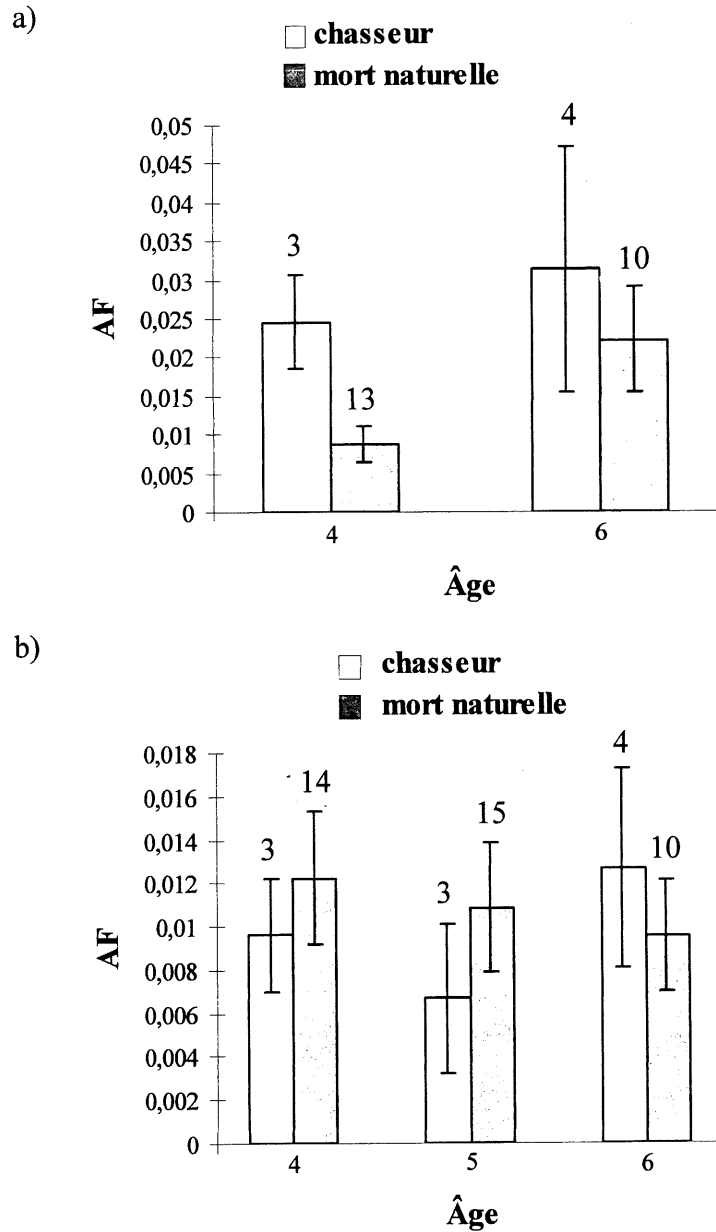
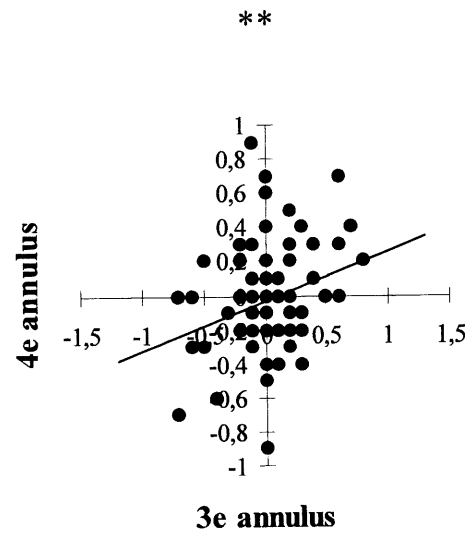
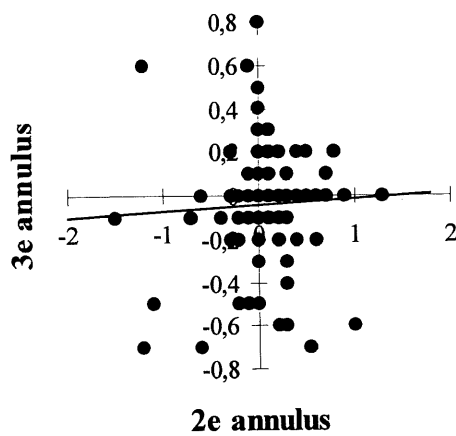


Figure 21. Asymétrie fluctuante (AF) des mouflons d'Amérique de Ram Mountain, Alberta, qui sont décédés l'année suivant la formation de l'annulus, pour les années 1972 à 1998. (a) longueur de l'annulus; (b) circonférence de la base de l'annulus. Un test U de Mann-Whitney a été fait entre les individus tués par les chasseurs et ceux qui sont morts de façon naturelle. (La taille des échantillons apparaît au-dessus de chaque colonne. Les moyennes sont accompagnées de l'erreur type).

deux annuli consécutifs pour la longueur de l'annulus et pour la circonférence de la base (Figure 22). Par contre, on retrouve une relation positive entre la différence des côtés pour le 3^e annulus et celle du 4^e annulus au niveau de la longueur de l'annulus ($F = 6,61$, $r^2 = 0,08$, $n = 81$, $p = 0,01$) et entre la différence des côtés pour le 2^e annulus et celle du 3^e annulus pour la circonférence de la base ($F = 6,13$, $r^2 = 0,07$, $n = 78$, $p = 0,02$). Ces résultats pourraient nous faire croire qu'un individu asymétrique pour un annulus serait encore asymétrique du même côté pour l'annulus suivant. Cependant, pour un annulus donné, les individus ayant un annulus plus long ou une base plus grosse pour un côté n'ont pas systématiquement cette même différence directionnelle pour l'annulus suivant à l'exception de la circonférence de la base pour le 2^e et 3^e annulus (longueur de l'annulus, 2 vs 3, $\chi^2 = 1,27$, $n = 47$, $p = 0,26$, 3 vs 4, $\chi^2 = 0,55$, $n = 44$, $p = 0,46$, circonférence de la base, 2 vs 3, $\chi^2 = 12,19$, $n = 54$, $p < 0,001$, 3 vs 4, $\chi^2 = 2,19$, $n = 57$, $p = 0,14$). Puisque la seule relation significative (circonférence de la base pour le 2^e et 3^e annulus) montre une tendance à avoir systématiquement la même différence directionnelle pour deux années consécutives plutôt qu'une alternance avec les années, alors il semble ne pas y avoir de croissance compensatoire entre les annuli. De plus, le fait de ne pas avoir de relation linéaire négative entre deux annuli consécutifs (Figure 22) vient corroborer l'absence d'une croissance compensatoire entre les annuli.

Longueur de l'annulus



Circonférence de la base

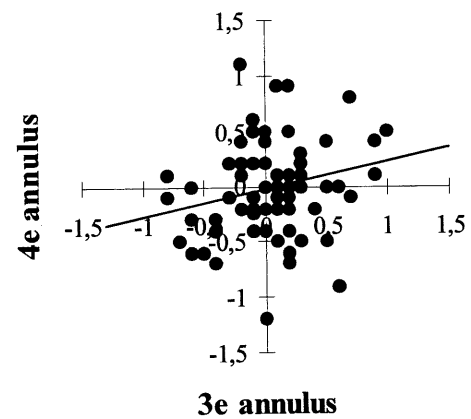
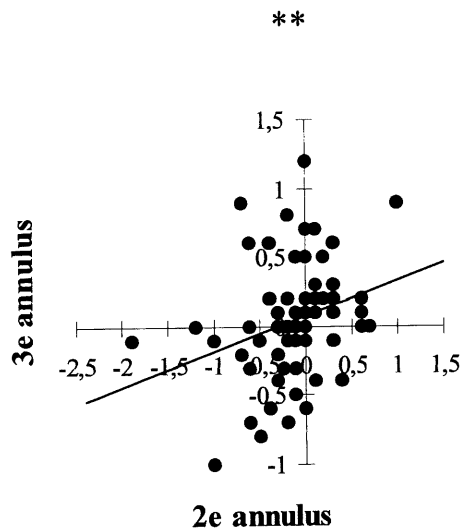


Figure 22. Relation entre les différences en cm des côtés (D-G) du caractère pour deux années consécutives chez les mouflons d'Amérique mâles de Ram Mountain, Alberta, de 1972 à 1998. (**) signifie relation significative)

CHAPITRE 4

DISCUSSION

Les mouflons d'Amérique mâles de la population de Ram Mountain présentent de l'asymétrie fluctuante au niveau des anneaux de croissance des cornes. La moitié des individus âgés de deux ans ont une asymétrie qui représente plus de 1 % de la longueur du caractère et 10 % des individus ont une asymétrie supérieure à 5 %. Pour la circonférence de la base, tous les individus de trois ans et plus ont une valeur d'asymétrie relative inférieure à 5 % et pour 50 % d'entre eux cette valeur est inférieure à 1 %. Pour la longueur de l'annulus, le pourcentage des individus ayant une asymétrie représentant plus de 5 % de la longueur du caractère varie entre 0 et 50 % selon l'âge. Généralement, les caractères sexuels secondaires devraient avoir plus d'asymétrie fluctuante que les autres caractères morphologiques à cause de la sélection naturelle qui devrait éliminer les individus ayant beaucoup d'asymétrie dans des caractères morphologiques. Un niveau élevé d'asymétrie dans les caractères morphologiques peut entraîner une perte d'agilité qui pourrait avoir un impact sur l'efficacité de se nourrir ou d'échapper aux prédateurs (Balmford et Thomas, 1992; Balmford *et al.*, 1993). Même si la sélection stabilisante est supposée produire des petites différences entre les côtés qui sont généralement de 5 % mais souvent de 1 % de la taille du caractère (Palmer, 1996), la sélection directionnelle qui affecte les caractères sexuels peut produire un degré d'asymétrie plus élevé (Møller et Höglund, 1991). Puisque les caractères sexuels secondaires correspondent généralement à des caractères exagérés, une grande sensibilité du développement envers les stress environnementaux ou génétiques durant la croissance rapide de ces caractères peut expliquer le niveau plus élevé d'asymétrie alors observé (Møller et Höglund, 1991).

La relation faible mais positive observée entre l'asymétrie fluctuante absolue et la taille des deux caractères étudiés est contraire au résultat obtenu par d'autres études (Møller, 1991b,

1992a, 1992b; Møller et Höglund, 1991; Møller et Pomiankowski, 1993). Selon certaines, une relation négative aurait dû être trouvée entre la taille du caractère et l'asymétrie fluctuante car l'asymétrie devrait représenter la qualité de l'individu et les individus avec de grands ornements devraient avoir moins d'asymétrie fluctuante puisque seuls les individus en bonne condition physique peuvent produire des ornements de grande taille. Cependant, s'il n'y a pas de relation entre l'asymétrie et la qualité de l'individu, il est possible que l'asymétrie augmente avec la taille du caractère seulement parce que les grands ornements sont coûteux à produire (Møller et Höglund, 1991; Solberg et Sæther, 1993). Cette interprétation semble être soutenue par des résultats opposés chez les ongulés où des relations positives et négatives entre l'asymétrie et la taille du caractère ont été trouvées (Solberg et Sæther, 1993; Møller *et al.*, 1996; Markusson et Folstad, 1997; Pélabon et van Breukelen, 1998; Côté et Festa-Bianchet, en préparation). Ainsi, en admettant que les grands ornements sont coûteux à produire, la condition de l'individu devient très importante pour produire des ornements symétriques et alors, le stress devrait avoir des effets considérables sur le niveau d'asymétrie démontré par les ornements.

4.1 Impact des stress sur l'asymétrie fluctuante

Par définition, l'asymétrie fluctuante offre une mesure de la précision du développement et les stress durant le développement semblent influencer cette précision. De plus, le niveau d'asymétrie fluctuante semble être corrélé avec une variété de stress, lesquels peuvent être groupés en deux catégories: les stress génétiques et les stress environnementaux (Palmer, 1996). Typiquement, plus il y a de stress, plus le niveau d'asymétrie est élevé (Parsons, 1990). Ainsi, l'étude d'un seul stress peut ne pas révéler de corrélation entre le stress étudié et l'asymétrie à cause de la quantité de stress pouvant avoir un effet simultané sur l'asymétrie principalement pour les populations naturelles. De plus, les effets de certains stress peuvent être masqués par la présence d'autres stress. Dans cette étude, il y a très peu de relations significatives entre un stress particulier et le niveau d'asymétrie fluctuante. La

majorité de ces relations ne révèlent qu'une tendance. Par contre, lorsque l'on considère simultanément plusieurs stress, on retrouve que certains ont des impacts significatifs sur l'asymétrie et ce de façon systématique au cours de la vie de l'individu. Ceci corrobore l'idée que l'asymétrie fluctuante peut résulter de l'influence de différents stress sur la croissance des caractères physiques et que les effets combinés de plusieurs stress devraient avoir un impact plus important sur le niveau d'asymétrie que les effets de ces mêmes stress pris un à un.

4.2 Stress à la naissance de l'individu

Pour cette espèce, la masse à 4 mois a une corrélation significative avec la masse adulte, ce qui suggère que le développement hâtif joue un rôle clé dans la croissance future (Festa-Bianchet *et al.*, 1996). Une grosse masse corporelle à la mi-septembre est associée avec une augmentation de la survie chez les agneaux mais seulement à haute densité de population (Festa-Bianchet *et al.*, 1997). Les effets indirects de l'augmentation de la densité semblent empêcher certains agneaux d'atteindre une masse corporelle suffisante pour survivre à leur premier hiver. La température et les précipitations au printemps influencent probablement la quantité et la qualité de la végétation, laquelle peut affecter la quantité des réserves accumulées par les agneaux durant l'été et leur habileté à survivre à l'hiver (Portier *et al.*, 1998). Une faible croissance des végétaux peut affecter le gain de masse corporelle des agneaux directement en diminuant la qualité et la quantité de la nourriture qu'ils mangent, ou indirectement, en diminuant l'habileté de leur mère à produire suffisamment de lait (Festa-Bianchet, 1988c).

Malgré le fait que la densité, la température et les précipitations au printemps affectent la masse corporelle de l'agneau à la mi-septembre, qui en retour influence la taille adulte et la condition de l'individu, aucune caractéristique environnementale à la naissance n'a d'influence sur le niveau d'asymétrie fluctuante à l'âge adulte. Ainsi, les conditions environnementales à la naissance affectent la condition physique et la survie de l'individu lors de la première année,

mais elles ne semblent pas influencer directement la condition de l'individu une fois adulte. Ce résultat n'est pas surprenant en soi puisque l'asymétrie fluctuante représente des petites différences de la symétrie qui surviennent à cause de la difficulté qu'a un individu à développer les deux côtés de son corps de façon identique suite à une accumulation de processus affectant la communication intercellulaire et le taux de croissance ou de division des cellules (Van Valen, 1962; Palmer et Strobeck, 1986; Leary et Allendorf, 1989; Møller, 1990; Parsons, 1990; Palmer, 1994). Comme la croissance de la corne est arrêtée pendant l'hiver et qu'il y a un nouvel annulus qui est formé à chaque année, il est plus probable que la communication intercellulaire lors de la formation de ce nouvel annulus soit affectée par les stress subis à ce moment plutôt que par des stress ayant eu lieu il y a quelques années.

4.3 Stress lors de la formation de l'annulus

Les variations de la densité observées pour cette population affectent significativement la condition des individus, car l'augmentation de la densité fait diminuer la taille des cornes (Jorgenson *et al.*, 1993a, 1998) et la survie des jeunes (Jorgenson *et al.*, 1997; Portier *et al.*, 1998) tandis qu'elle fait augmenter l'âge de primiparité (Jorgenson *et al.*, 1993b). Des résultats similaires ont aussi été obtenus pour d'autres ongulés. La masse corporelle chez les orignaux (*Alces alces*, Solberg et Sæther, 1994), la taille des bois et la masse corporelle chez les chevreuils européens (Pélabon et van Breukelen, 1998) puis la survie des juvéniles et la fécondité chez les cerfs rouges (*Cervus elaphus*, Albon *et al.*, 1987; Clutton-Brock *et al.*, 1987) diminuent lorsque la densité de population augmente.

La diminution de l'asymétrie fluctuante avec l'augmentation du nombre de femelles et de jeunes d'un an semble contredire l'idée que la densité amène des stress énergétiques et nutritionnels pour les individus. En général, l'augmentation du niveau d'asymétrie fluctuante avec la densité est interprétée comme une démonstration que l'asymétrie reflète la pauvre condition physique de l'individu et aussi les mauvaises conditions vécues par la population

(Pélabon et van Breukelen, 1998). Pour cette raison, on pourrait penser que l'asymétrie fluctuante devrait nécessairement augmenter avec une augmentation de la densité de population. Par contre, dépassé une certaine densité, où les conditions sont plus difficiles à cause de la forte densité, une diminution de l'asymétrie fluctuante avec l'augmentation de la densité pourrait être observée à cause d'une mortalité sélective contre les individus de qualité inférieure. Dans cette étude, l'augmentation de la densité amène une diminution de l'asymétrie fluctuante probablement à cause d'une mortalité importante à haute densité des individus asymétriques lorsqu'ils étaient agneaux ou âgés d'un an. Les agneaux ont une mortalité plus grande à haute densité et les juvéniles qui ont une plus grande masse corporelle et probablement moins d'asymétrie ont plus de chance de survivre (Jorgenson *et al.*, 1997; Portier *et al.*, 1998). Ainsi, l'échantillon des mâles qui survivent jusqu'à deux ans à haute densité est biaisé en faveur des individus qui sont en relativement bonne condition et de meilleure qualité (Jorgenson *et al.*, 1997). De plus, on remarque la survie des mâles de deux ans est corrélée négativement avec l'asymétrie fluctuante. Chez les chèvres de montagnes *Oreamnos americanus*, la survie des mâles âgés d'un an et de deux ans est corrélée négativement avec l'asymétrie des cornes (Côté et Festa-Bianchet, en préparation) tandis que chez les coccinelles *Harmonia axyridis* (Ueno, 1994), les hirondelles des granges (Møller, 1994), les dindons sauvages (Badyaev *et al.*, 1998), les orignaux (Solberg et Sæther, 1993) et les chevreuils européens (Pélabon et van Breukelen, 1998), les individus asymétriques ont une longévité plus courte que ceux symétriques. Cette mortalité accrue des individus de moins bonne qualité pourrait expliquer la diminution observée de l'asymétrie avec l'augmentation de la densité.

Chez les Oryx (*Oryx gazella*), les individus symétriques sont en meilleure condition que ceux asymétriques (Møller *et al.*, 1996) tandis que chez les orignaux ayant un panache de taille équivalente, l'asymétrie des bois diminue avec la masse corporelle des mâles âgés entre deux et huit ans. Toutefois, aucune relation n'a été observée entre la masse corporelle et l'asymétrie des bois chez les caribous (Folstad *et al.*, 1996; Markusson et Folstad, 1997). À Ram Mountain, l'augmentation de la masse corporelle amène une diminution du niveau

d'asymétrie pour les individus âgés de deux et trois ans. Ainsi, en considérant que la masse corporelle est reliée à la condition de l'individu, alors l'habileté qu'a un individu pour diminuer l'impact des stress génétiques et environnementaux semble augmenter avec la masse corporelle.

L'absence de relation entre l'asymétrie et la masse corporelle pour les individus âgés de quatre ans peut être expliquée par le fait que les juvéniles sont plus sensibles que les adultes à la détérioration des conditions environnementales (Festa-Bianchet *et al.*, 1997; Pélabon et van Breukelen, 1998; Portier *et al.*, 1998). Chez les chèvres de montagnes, l'asymétrie des cornes est négativement reliée avec la masse corporelle uniquement chez les femelles adultes (Côté et Festa-Bianchet, en préparation). Les femelles en pauvre condition physique et qui font face aux stress énergétiques de la lactation semblent être incapables de supporter une croissance symétrique des cornes. Ainsi, l'augmentation de la masse corporelle ou l'amélioration de la condition physique semble faire diminuer le niveau d'asymétrie principalement chez les individus qui sont particulièrement affectés par les conditions du milieu.

Une forte relation existe entre le climat durant l'été et la masse corporelle l'automne suivant chez les orignaux juvéniles (Solberg et Sæther, 1994). Les effets de la température et des précipitations estivales sur la masse corporelle des jeunes d'un an sont probablement reliés à une meilleure disponibilité de nourriture. Il est aussi vraisemblable que le climat influence la phénologie et de même, le ratio protéine-fibre et la digestibilité des plantes faisant partie de l'alimentation des orignaux (Sæther, 1985). Chez les caribous, une nutrition pauvre durant l'été affecte négativement la croissance des jeunes et la taille corporelle des adultes (Crête et Huot, 1993). Donc, on pourrait s'attendre à des résultats semblables pour les mouflons.

Il avait été prédit que l'augmentation des précipitations durant l'été amènerait une diminution de l'asymétrie fluctuante chez les individus à cause des effets positifs des précipitations sur la disponibilité et la qualité nutritionnelle des végétaux. Contrairement à ce

qu'il avait été prévu, aucune relation entre les précipitations et l'asymétrie n'a été observée. L'augmentation de la température durant l'été est associée à une diminution de l'asymétrie fluctuante pour cette population de mouflons. Si l'on admet que l'asymétrie est un indice de la condition physique alors il semble que la condition des individus s'améliore avec l'augmentation de la température. Une température froide au printemps retarde probablement la croissance de la végétation. La croissance des végétaux à 1700 - 2200 mètres d'altitude commence seulement à la fin de mai tandis qu'à une élévation plus basse (1100 - 1200 mètres), utilisée par les mouflons de notre aire étude, les nouvelles pousses de végétaux sont probablement accessibles à la fin d'avril (Festa-Bianchet *et al.*, 1996). Ainsi, la température peut affecter la qualité et la quantité des végétaux qui en retour peuvent affecter la quantité des réserves accumulées par les individus (Portier *et al.*, 1998). Par contre, aucune mesure de la productivité ou de la qualité des végétaux n'a été prise, il est donc impossible de statuer sur la raison de la diminution de l'asymétrie fluctuante avec l'augmentation de la température.

L'augmentation de la densité semble diminuer le taux de survie des mouflons juvéniles en affectant le gain de masse de l'individu, mais les individus qui survivent ont sensiblement la même masse corporelle à faible et à haute densité de population (Festa-Bianchet *et al.*, 1997). De plus, les températures chaudes au printemps ont des effets positifs sur la survie néonatale à haute densité (Portier *et al.*, 1998). D'après ces études, il semble que les ressources nutritives soient moins abondantes à haute densité et que la température puisse avoir un impact positif sur la condition des individus. Cependant, on remarque que la température amène une diminution du niveau d'asymétrie particulièrement à faible densité. Ce résultat semble aller à l'encontre de ce à quoi on pourrait s'attendre. En effet, les stress nutritionnels semblent être plus importants à haute densité et alors, si la température affecte réellement la croissance des végétaux, la température aurait dû avoir un impact plus important à haute densité. Ce résultat contradictoire pourrait être expliqué par le fait que les juvéniles ayant une grande masse corporelle ont plus de chance de survivre et que les agneaux ont une mortalité plus grande à haute densité (Jorgenson *et al.*, 1997; Portier *et al.*, 1998). La mortalité sélective, envers les

individus en mauvaise condition physique, ne laisserait dans la population que des individus en relativement bonne condition qui pourraient affronter plus facilement les variations climatiques. De plus, à faible densité, il n'y a pas d'effet de la masse en septembre sur la survie hivernale des agneaux (Festa-Bianchet *et al.*, 1997). Ainsi, la pression sélective semble plus faible à basse densité, ce qui permet de voir un impact de la température sur le niveau d'asymétrie fluctuante.

Il semble que la température influence particulièrement le niveau d'asymétrie des petits individus. Comme les juvéniles sont plus sensibles que les adultes à la détérioration des conditions environnementales (Festa-Bianchet *et al.*, 1997; Pélabon et van Breukelen, 1998; Portier *et al.*, 1998) on peut supposer que les petits individus le seront aussi comparativement aux gros individus qui sont probablement en meilleure condition et plus aptes à faire face aux conditions du milieu. De plus, les petits individus ont une croissance corporelle plus grande que les gros individus pour atteindre la taille adulte. Ainsi, la condition physique des petits individus peut être affectée directement par les variations de la température (thermorégulation) ou indirectement par la disponibilité et la qualité de la nourriture.

4.4 Relation entre l'asymétrie et la survie

Une masse corporelle élevée est associée à une augmentation des chances de survie chez les mouflons d'Amérique (Festa-Bianchet *et al.*, 1997). La survie des agneaux et des jeunes d'un an est particulièrement affectée par la masse corporelle. À cause de ce processus sélectif, seulement les individus relativement de haute qualité réussissent à survivre jusqu'à deux ans. Par la suite, la survie des mâles adultes ne dépend pas de leur masse corporelle. De plus, la survie des jeunes semble être plus sensible que celle des adultes aux facteurs environnementaux qui varient d'une année à l'autre (Gaillard *et al.*, 1998). Les résultats obtenus pour la longueur de l'annulus soutiennent cette hypothèse. L'augmentation de l'asymétrie fluctuante au niveau de la longueur de l'annulus est associée à une diminution de la

survie des individus âgés de deux ans mais n'a pas de relation avec la survie des mâles âgés de plus de deux ans. Dans le cas des individus âgés de deux ans, la survie dépend du niveau d'asymétrie de la longueur de l'annulus mais pas de la masse corporelle (Festa-Bianchet *et al.*, 1997). Ainsi, l'utilisation de l'asymétrie fluctuante serait plus efficace pour déterminer la survie car l'asymétrie semble refléter plus précisément les changements de la condition physique que la masse corporelle.

Cependant, l'augmentation de la survie avec l'augmentation de la symétrie pour la circonférence de la base des annuli chez les mâles âgés de deux ans est difficilement explicable. Pour cette population, il a déjà été montré que les individus en moins bonne condition avaient une croissance plus lente des cornes (Festa-Bianchet *et al.*, 1994; Jorgenson *et al.*, 1998) et dans la présente étude, les individus qui sont morts à deux ans avaient une croissance plus faible de la circonférence de la base et de la longueur de l'annulus que ceux ayant survécu. Mais l'asymétrie, qui reflète la condition de l'individu, est négativement corrélée avec la survie seulement pour la longueur de l'annulus. Si l'asymétrie ne représente pas un indice de la qualité de l'individu, alors on peut s'attendre à une augmentation de l'asymétrie avec la taille du caractère car de gros ornements sont plus coûteux à produire (Solberg et Sæther, 1993). Dans ce cas, les individus qui sont morts auraient dû avoir moins d'asymétrie pour la longueur du deuxième annulus que ceux qui ont survécu puisqu'ils ont une croissance plus faible, à moins que la croissance en longueur de la corne soit moins coûteuse que la croissance en diamètre. Ainsi, le coût devient secondaire pour la longueur du deuxième annulus et c'est la condition de l'individu qui détermine le niveau d'asymétrie tandis que, pour la circonférence de la base, le coût devient très important et la condition de l'individu est reflétée par la croissance totale du caractère plutôt que par l'asymétrie présentée par le caractère. Dans ce cas, même si l'individu est en bonne condition physique, plus la circonférence de la base du 2^e annulus sera grande plus elle démontrera de l'asymétrie.

4.5 Influence de l'âge sur l'asymétrie fluctuante

Il avait été proposé que la mortalité sélective envers les individus de mauvaise qualité et probablement plus asymétriques pourrait donner lieu à une diminution de l'asymétrie avec l'âge (Møller, 1997). Ainsi, les individus symétriques démontreraient une espérance de vie plus longue que ceux asymétriques. Très peu d'études ont vérifié si la longévité des individus est corrélée avec l'asymétrie. Chez les hirondelles des granges, l'asymétrie est négativement corrélée avec la survie (Møller, 1994) tandis que chez les chèvres de montagnes, il y a seulement la survie des mâles juvéniles qui est corrélée négativement avec l'asymétrie fluctuante (Côté et Festa-Bianchet, en préparation). Chez les mouflons, la survie des juvéniles semble être plus sensible aux facteurs environnementaux que celle des adultes (Jorgenson *et al.*, 1997). Dans la présente étude, les individus âgés de deux ans qui sont asymétriques ont une moins bonne survie que ceux qui sont plus symétriques pour la longueur de l'annulus. Cette mortalité sélective semble donc expliquer la diminution du niveau d'asymétrie fluctuante dans la population entre les individus âgés de deux et trois ans. Cependant, la diminution de l'asymétrie observée entre deux et trois ans au niveau de la circonférence de la base des cornes ne peut pas être attribuable à la mortalité sélective puisque les individus qui ont survécu ont plus d'asymétrie que ceux qui sont morts.

La variation du niveau d'asymétrie d'une année à l'autre chez un même individu pourrait alors expliquer les variations observées au niveau de la population. Pour la circonférence de la base des annuli et pour la longueur de l'annulus, on remarque une diminution de l'asymétrie chez un même individu entre la deuxième et la troisième année. Ceci peut expliquer la diminution de l'asymétrie observée dans la population entre ces deux années. Cependant, la diminution de l'asymétrie chez un individu ne peut pas être attribuée à la fin graduelle de la croissance corporelle parce que les mouflons sont en pleine croissance corporelle entre deux et trois ans (Festa-Bianchet *et al.*, 1996). L'hypothèse la plus plausible pour expliquer cette diminution de l'asymétrie est une différence dans la condition physique de

l'individu lors de la formation de l'annulus. Il est possible qu'un individu en pleine croissance qui vient de survivre à son premier hiver soit en plus mauvaise condition qu'après son second hiver. Les agneaux et les jeunes d'un an semblent avoir très peu de réserves qu'ils peuvent perdre pendant l'hiver et ceux dont la masse corporelle diminue ne survivent pas (Festa-Bianchet *et al.*, 1996). Comme le deuxième annulus est formé l'été suivant le premier hiver vécu par l'individu, on pourrait alors s'attendre à un niveau d'asymétrie plus élevé à ce moment comparativement au troisième annulus qui est formé après le deuxième hiver.

La tendance de l'asymétrie à augmenter avec l'âge chez un même individu peut expliquer l'augmentation de l'asymétrie fluctuante observée au niveau de la population pour les individus âgés de 4 ans et plus. Cependant, ceci contredit l'idée que les mâles plus symétriques ont une longévité plus grande que ceux asymétriques, ce qui se traduit en une diminution de l'asymétrie avec l'augmentation de l'âge. Il en va de même pour la raison proximale expliquant le déclin de l'asymétrie avec l'âge par la fin graduelle de la croissance corporelle et par l'augmentation de l'énergie utilisée dans la formation des ornements sexuels et dans des activités de reproduction comme les combats de dominance, la formation d'un harem et la copulation (Solberg et Sæther, 1993). Ainsi, il ne semble pas y avoir de relation entre l'asymétrie fluctuante et la survie ou la longévité au-delà de l'âge de deux ans.

Chez plusieurs espèces, les caractères sexuels chez les mâles montrent une augmentation en taille avec l'âge (Geist, 1971). Cependant, la croissance annuelle des cornes des mouflons d'Amérique diminue avec l'âge, la plus forte croissance ayant lieu à deux et trois ans. Chez le bouquetin (*Capra ibex*), la diminution du taux de croissance de la corne après six ans coïncide avec le début de la participation active du mâle dans les activités de reproduction (Alvarez, 1990; Fandos, 1995). La mortalité des mouflons mâles est faible chez les jeunes adultes âgés de deux à quatre ans mais elle augmente chez les individus âgés de plus de 6 ans, c'est-à-dire au moment où ils commencent à participer au rut (Jorgenson *et al.*, 1997). Ainsi, la participation au rut pourrait affecter négativement la condition physique qui, au printemps

suivant, se refléterait sur le niveau d'asymétrie ou alors, une relocalisation de l'énergie servant à contrer les effets des stress sur la croissance des cornes pourrait amener une augmentation de l'asymétrie avec l'âge. D'autres recherches seraient nécessaires pour vérifier ces hypothèses.

Un autre facteur, qui aurait pu expliquer l'augmentation de l'asymétrie avec l'âge, est la chasse. Les cornes des individus de haute qualité et en bonne condition physique atteignent la longueur minimale légale pour la chasse à un plus jeune âge, ce qui augmente leur possibilité d'être tué par un chasseur (Jorgenson *et al.*, 1998). Pour cette raison, les individus âgés présents dans la population pourraient être des individus en moins bonne condition physique dont les cornes n'ont pas encore atteint la taille minimale légale pour la chasse, d'où l'augmentation du niveau d'asymétrie avec l'âge. Cependant, il n'est pas évident de trouver une relation valable statistiquement avec le nombre restreint de mouflons ayant été tués par des chasseurs dans cette population. Tout de même, il semblerait que les individus victimes des chasseurs aient plus d'asymétrie que ceux qui sont morts d'une façon naturelle. Ainsi, on ne peut pas attribuer l'augmentation de l'asymétrie avec l'âge au niveau de la population au prélèvement fait par les chasseurs.

4.6 Asymétrie compensatoire

Certaines études ont déjà démontré que les mouflons, qui avaient une croissance rapide des cornes dans les premières années de leur vie, démontraient par la suite une diminution de la croissance de leurs cornes par rapport aux mâles qui ont une croissance relativement pauvre lors des premières années (Geist, 1971; Bunnell, 1978; Hoefs et Nowlan, 1997; Jorgenson *et al.*, 1998). De même, on pourrait croire qu'une corne ayant une croissance plus importante pour une année donnée, aurait une croissance plus faible que l'autre corne l'année suivante, ce qui permettrait aux deux cornes d'avoir une longueur totale semblable. Cependant, chez un même individu, il ne semble pas y avoir une croissance compensatoire entre les annuli, par exemple, si l'annulus droit a une croissance plus importante lors d'une année alors l'année

suivante il n'a pas nécessairement une croissance plus faible que l'annulus gauche. Ainsi, la différence de longueur entre les deux côtés d'un annulus n'est pas attribuable à une différence de croissance lors d'une année antérieure. La présence d'une croissance compensatoire à l'asymétrie, aurait empêché l'étude de l'asymétrie fluctuante sur les annuli puisque l'asymétrie fluctuante par définition représente des petites déviations aléatoires de la symétrie parfaite au niveau des structures bilatérales produites par un génome. Donc, dans le cas où il n'y a pas de problème génétique, ces structures sont génétiquement programmées pour se développer d'une façon symétrique. Tout de même, on aurait pu s'attendre à une croissance compensatoire simplement car un certain niveau d'asymétrie des cornes devrait affecter le poids relatif des deux côtés du crâne.

4.7 Utilisation de l'asymétrie fluctuante en gestion et conservation des ressources

L'asymétrie fluctuante au niveau des anneaux de croissance des cornes des mouflons d'Amérique de la population de Ram Mountain est corrélée avec différents stress environnementaux. À chaque année, ces stress agissent de façon similaire sur la croissance de la corne. L'augmentation de la densité de population, de la masse corporelle et de la température semble toujours amener une diminution de l'asymétrie fluctuante. De plus, la longévité des individus est corrélée négativement avec l'asymétrie et finalement, l'âge a un impact sur le niveau d'asymétrie fluctuante.

Si on accepte les résultats de mon étude à l'effet que la diminution de l'asymétrie avec l'augmentation de la densité soit due à une mortalité importante des individus asymétriques en bas âge, alors il semble que l'asymétrie puisse être utilisée pour l'aménagement de cette population. En gardant la population à faible densité, les individus auraient moins d'asymétrie fluctuante, ils seraient en meilleure condition physique, ils auraient de plus longues cornes (Jorgenson *et al.*, 1993a, 1998) et finalement, la survie des juvéniles serait meilleure (Festa-Bianchet *et al.*, 1997; Jorgenson *et al.*, 1997; Portier *et al.*, 1998).

L'utilité de l'asymétrie fluctuante pour le suivi et la gestion des populations est assez limitée. Premièrement, il peut être utile de connaître les stress qui affectent négativement la condition physique des individus par contre il est impossible de contrôler tous ces stress pour les populations naturelles. L'utilisation de l'asymétrie fluctuante pourrait être profitable pour évaluer l'impact sur l'environnement des épandages de pesticides, de boues usées ou des déversements accidentels de produits dangereux et ce, particulièrement chez les insectes et les petits mammifères. L'utilisation d'un vaste territoire par les grands mammifères pourrait nuire à l'obtention de résultats démontrant des effets néfastes suite à la pollution d'une petite partie de leur territoire car les individus étudiés pourraient ne pas avoir demeuré assez longtemps dans la zone polluée. Suite aux résultats obtenus d'une étude de l'asymétrie fluctuante en écotoxicologie, il pourrait être possible de détecter une source de pollution et l'éliminer. Cependant, pour des phénomènes naturels (ex. sécheresse, inondation, hiver rigoureux, etc.) l'asymétrie fluctuante n'est pas d'une grande utilité car les actions que l'on peut poser pour contrer les effets de ces stress sont souvent limitées. Finalement, la nécessité d'avoir une mesure très précise et le temps de manipulation de l'animal, qui peut s'avérer très long surtout lorsque deux mesures sont nécessaires pour vérifier les erreurs de mesure, rendent l'utilisation de l'asymétrie fluctuante moins pratique chez les animaux vivants.

Le domaine de la gestion et de la conservation des ressources pourrait bénéficier de l'utilisation des mesures de l'instabilité du développement car cela semble une façon simple d'évaluer la qualité de l'environnement comme elle est vécue par les organismes vivants. Cependant, des études de l'asymétrie fluctuante en rapport avec la fécondité ou le succès reproducteur seraient nécessaires pour confirmer que cette approche permet l'identification des effets potentiellement réversibles du stress sur les populations. Ainsi, il serait possible de poser une action pour remédier au problème avant que la population décline dangereusement.

CONCLUSION

Il semble que généralement les relations entre les différents stress et le niveau d'asymétrie sont plus facilement identifiables en se basant sur la longueur de l'annulus que sur la circonférence de la base des annuli. Il en va de même pour la relation entre l'asymétrie et la survie. Tout de même, les résultats de cette étude permettent de conclure que certains stress environnementaux affectent le niveau d'asymétrie fluctuante au niveau des anneaux de croissance des cornes des mouflons d'Amérique mâles de Ram Mountain, Alberta. La densité, probablement à cause d'une mortalité accrue des individus asymétriques, et la température lors de la formation de l'annulus semblent faire diminuer le niveau d'asymétrie. De plus, celui-ci diminue dans les premières années de la vie des individus puis augmente par la suite. Ces résultats rejoignent en partie ceux obtenus par d'autres études effectuées sur le mouflon d'Amérique et sur d'autres espèces d'ongulés qui suggèrent l'importance d'une grande masse corporelle pour augmenter les chances de survie et la nécessité pour les individus d'avoir un fourrage de bonne qualité et en quantité suffisante, ce qui leur permettra d'avoir une bonne condition physique, une meilleure croissance des cornes et de plus grandes chances de survie.

D'autres études à long terme pourraient tenter d'expliquer la diminution de l'asymétrie fluctuante avec l'augmentation de la densité et de la température par la quantité et la qualité de la nourriture disponible pour les individus. Il serait aussi intéressant de voir quel est l'impact des stress environnementaux sur les mâles âgés de plus de quatre ans, ceci permettrait de vérifier la répétition des relations obtenues dans cette étude. La relation entre l'asymétrie et la diversité génétique de cette population pourrait être une autre source d'intérêt tout comme la relation entre l'asymétrie fluctuante et le choix de partenaire par les femelles. Finalement, l'évaluation des impacts de l'asymétrie fluctuante sur différents caractères de l'histoire de vie comme la fécondité et le succès reproducteur permettrait de vérifier et potentiellement de concrétiser l'utilité de l'asymétrie fluctuante comme un outil servant à évaluer le niveau de stress dans les populations naturelles.

BIBLIOGRAPHIE

- ALBON, S.D., T.H. CLUTTON-BROCK et F.E. GUINNESS. 1987. Early development and population dynamics in red deer. II. Density-independent effects and cohort variation. *J. Anim. Ecol.* 56: 69-81.
- ALVAREZ, F. 1990. Horns and fighting in male Spanish ibex, *Capra pyrenaica*. *J. Mamm.* 71: 608-616.
- ALVAREZ, F. 1995. Functional directional asymmetry in fallow deer (*Dama dama*). *J. Zool. (Lond.)*, 236: 563-5569.
- BADYAEV, A.V., W.J. ETGES, J.D. FAUST et T.E. MARTIN. 1998. Fitness correlates of spur length and spur asymmetry in male wild turkeys. *J. Anim. Ecol.* 67: 845-852.
- BALMFORD, A., I.L. JONES et A.L.R. THOMAS. 1993. On avian asymmetry: evidence of natural selection for symmetrical tails and wings in birds. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 252: 245-251.
- BALMFORD, A. et A.L.R. THOMAS. 1992. Swallowing ornamental asymmetry. *Nature* 359: 487.
- BUNNELL, F.L. 1978. Horn growth and population quality in Dall sheep. *J. Wildl. Manage.* 42: 764-775.
- CHAPPEL, R.W. et R.J. HUDSON. 1978. Winter bioenergetics of Rocky Mountain bighorn sheep. *Can. J. Zool.* 56: 2388-2393.
- CHAPPEL, R.W. et R.J. HUDSON. 1980. Prediction of energy expenditures by Rocky Mountain bighorn sheep. *Can. J. Zool.* 58: 1908-1912.
- CLARKE, G.M. 1993a. The genetic basis of developmental stability. I. Relationships between stability, heterozygosity and genomic coadaptation. *Genetica* 89: 15-23.
- CLARKE, G.M. 1993b. Fluctuating asymmetry of invertebrate populations as a biological indicator of environmental quality. *Environ. Pollut.* 82: 207-211.
- CLARKE, G.M. 1995a. Relationships between developmental stability and fitness: application for conservation biology. *Cons. Biol.* 9: 18-24.

- CLARKE, G.M. 1995b. Relationships between fluctuating asymmetry and fitness: how good is the evidence? *Pacific Cons. Biol.* 2: 146-149.
- CLUTTON-BROCK, T.H., M. MAJOR, S.D. ALBON et F.E. GUINNESS. 1987. Early development and population dynamics in red deer. I. Density-dependent effects on juvenile survival. *J. Anim. Ecol.* 56: 53-67.
- CÔTÉ, S.D. et M. FESTA-BIANCHET. 1999. Life-history correlates of horn asymmetry in mountain goats, *Oreamnos americanus*. *J. Mamm.* en préparation.
- CRÊTE, M. et J. HUOT. 1993. Regulation of a large herd of migratory caribou: summer nutrition affects calf growth and body reserves of dams. *Can. J. Zool.* 71: 2291-2296.
- EKMAN, J.B. et K. LILLIENDAHL. 1993. Using priority to food access: fattening strategies in dominance-structured willow tit (*Parus montanus*) flocks. *Behav. Ecol.* 4: 232-238.
- FANDOS, P. 1995. Factors affecting horn growth in male Spanish ibex (*Capra pyrenaica*). *Mammalia* 59: 229-235.
- FESTA-BIANCHET, M. 1988a. Birthdate and survival in bighorn lambs (*Ovis canadensis*). *J. Zool. (Lond.)* 214: 653-661.
- FESTA-BIANCHET, M. 1988b. Seasonal range selection in bighorn sheep: conflicts between forage quality, forage quantity, and predator avoidance. *Oecologia* 75: 580-586.
- FESTA-BIANCHET, M. 1988c. Nursing behaviour of bighorn sheep: correlates of ewe age, parasitism, lamb age, birthdate and sex. *Anim. Behav.* 36: 1445-1454.
- FESTA-BIANCHET, M. 1991. The social system of bighorn sheep: grouping patterns, kinship and female dominance rank. *Anim. Behav.* 42: 71-82.
- FESTA-BIANCHET, M., J.T. JORGENSEN, C.H. BÉRUBÉ, C. PORTIER et W.D. WISHART. 1997. Body mass and survival of bighorn sheep. *Can. J. Zool.* 75: 1372-1379.
- FESTA-BIANCHET, M., J.T. JORGENSEN, W.J. KING, K.G. SMITH et W.D. WISHART. 1996. The development of sexual dimorphism: seasonal and lifetime mass changes in bighorn sheep. *Can. J. Zool.* 74: 330-342.
- FESTA-BIANCHET, M., J.T. JORGENSEN et W.D. WISHART. 1994. Early weaning in bighorn sheep, *Ovis canadensis*, affects growth of males but not of females. *Behav. Ecol.* 5: 21-27.

- FOLSTAD, I., P. ARNEBERG et A.J. KARTER. 1996. Antlers and parasites. *Oecologia* 105: 556-558.
- GAILLARD, J.-M., M. FESTA-BIANCHET et N.G. YOCCOZ. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends Ecol. Evol.* 13: 58-63.
- GEIST, V. 1966. The evolutionary significance of mountain sheep horns. *Evolution* 20: 558-566.
- GEIST, V. 1971. Mountain sheep: a study in behavior and evolution. University of Chicago Press, Chicago, 383 p.
- HARTL, G.B., G. LANG, F. KLEIN et R. WILLING. 1991. Relationships between allozymes, heterozygosity and morphological characters in red deer (*Cervus elaphus*), and the influence of selective hunting on allele frequency distributions. *Heredity* 66: 343-350.
- HOEFS, M. et U. NOWLAN. 1997. Comparison of horn growth in captive and free-ranging Dall's rams. *J. Wildl. Manage.* 61: 1154-1160.
- JOLICOEUR, P. 1963. Bilateral symmetry and asymmetry in limb bones of *Martes americana* and man. *Rev. Can. Biol.* 22: 409-432.
- JORGENSEN, J.T., M. FESTA-BIANCHET, J.-M. GAILLARD et W.D. WISHART. 1997. Effects of age, sex, disease and density on survival of bighorn sheep. *Ecology* 78: 1019-1032.
- JORGENSEN, J.T., M. FESTA-BIANCHET, M. LUCHERINI et W.D. WISHART. 1993b. Effects of body size, population density and maternal characteristics on age of first reproduction in bighorn ewes. *Can. J. Zool.* 71: 2509-2517.
- JORGENSEN, J.T., M. FESTA-BIANCHET et W.D. WISHART. 1993a. Harvesting bighorn ewes: consequences for population size and trophy ram production. *J. Wildl. Manage.* 57: 429-435.
- JORGENSEN, J.T., M. FESTA-BIANCHET et W.D. WISHART. 1998. Effects of population density on horn development in bighorn rams. *J. Wildl. Manage.* 62: 1011-1020.
- JORGENSEN, J.T. et W.D. WISHART. 1984. Growth rates of Rocky Mountain bighorn sheep on Ram Mountain, Alberta. *Proc. N. Wild Sheep Goat Coun.* 4: 270-284.

- LEAMY, L. 1984. Morphometric studies in inbred and hybrid house mice. V. Directional and fluctuating asymmetry. *Am. Nat.* 123: 579-593.
- LEAMY, L. 1992. Morphometric studies in inbred and hybrid house mice. VII. Heterosis in fluctuating asymmetry at different ages. *Acta Zool. Fenn.* 191: 111-119.
- LEARY, R.F. et F.W. ALLENDORF. 1989. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: implications for conservation biology. *Trends Ecol. Evol.* 4: 214-217.
- MALYON, C. et S. HEALY. 1994. Fluctuating asymmetry in antlers of fallow deer, *Dama dama*, indicates dominance. *Anim. Behav.* 48: 248-250.
- MARKOW, T.A. 1995. Evolutionary ecology and developmental instability. *Annual Rev. Entomol.* 40: 105-120.
- MARKOWSKI, J. 1993. Fluctuating asymmetry as an indicator for differentiation among roe deer *Capreolus capreolus* populations. *Acta Theriol.* 38: 19-31.
- MARKUSSON, E. et I. FOLSTAD. 1997. Reindeer antlers: visual indicators of individual quality? *Oecologia* 110: 501-507.
- MEROLA, M. 1994. A reassessment of homozygosity and the case for inbreeding depression in the cheetah, *Acinonyx jubatus*: implications for conservation. *Cons. Biol.* 8: 961-971.
- MØLLER, A.P. 1990. Fluctuating asymmetry in male sexual ornaments may reliably reveal male quality. *Anim. Behav.* 40: 1185-1187.
- MØLLER, A.P. 1991a. Sexual ornament size and the cost of fluctuating asymmetry. *Proc. R. Soc. Lond. B* 243: 59-62.
- MØLLER, A.P. 1991b. Fluctuating asymmetry in male sexual ornaments may reliably reveal male quality. *Anim. Behav.* 40: 1185-1187.
- MØLLER, A.P. 1992a. Female swallow preference for symmetrical male sexual ornaments. *Nature* 357: 238-240.
- MØLLER, A.P. 1992b. Patterns of fluctuating asymmetry in weapons: evidence for reliable signalling of quality in beetle horns and bird spurs. *Proc. R. Soc. Lond. B* 248: 199-206.
- MØLLER, A.P. 1994. Sexual selection in the barn swallow (*Hirundo rustica*). IV. Patterns of fluctuating asymmetry and selection against asymmetry. *Evolution* 48: 658-670.

- MØLLER, A.P. 1996. Parasitism and developmental instability of hosts: a review. *Oikos* 77: 189-196.
- MØLLER, A.P. 1997. Developmental stability and fitness: a review. *Am. Nat.* 149: 916-932.
- MØLLER, A.P., J.J. CUERVO, J.J. SOLER et C. ZAMORA-MUÑOZ. 1996. Horn asymmetry and fitness in gemsbok, *Oryx g. gazella*. *Behav. Ecol.* 7: 247-253.
- MØLLER, A.P. et J. HÖGLUND. 1991. Patterns of fluctuating asymmetry in avian feather ornaments: implications for models of sexual selection. *Proc. R. Soc. Lond. B* 245: 1-5.
- MØLLER, A.P. et A. POMIANKOWSKI. 1993. Fluctuating asymmetry and sexual selection. *Genetica* 89: 267-279.
- PALMER, A.R. 1994. Fluctuating asymmetry analyses: a primer. In: *Developmental instability: its origins and evolutionary implications* (Ed. par T.A. Markow), pp. 335-364. Dordrecht, Netherlands: Kluwer.
- PALMER, A.R. 1996. Waltzing with asymmetry. Is fluctuating asymmetry a powerful new tool for biologists or just an alluring new dance step? *BioScience* 46: 518-532.
- PALMER, A.R. et C. STROBECK. 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 17: 391-421.
- PALMER, A.R. et C. STROBECK. 1992. Fluctuating asymmetry as a measure of developmental stability: implications of non-normal distributions and power of statistical tests. *Acta Zool. Fenn.* 191: 57-72.
- PANKAKOSKI, E. 1985. Epigenetic asymmetry as an ecological indicator in muskrats. *J. Mamm.* 66: 52-57.
- PARSONS, P.A. 1990. Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress. *Biol. Rev.* 65: 131-145.
- PARSONS, P.A. 1992. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress. *Heredity* 68: 361-364.
- PÉLABON, C. et L. van BREUKELLEN. 1998. Asymmetry in antler size in roe deer (*Capreolus capreolus*): an index of individual and population conditions. *Oecologia* 116: 1-8.

- PORTIER, C., M. FESTA-BIANCHET, J.-M. GAILLARD, J.T. JORGENSEN et N.G. YOCCOZ. 1998. Effects of density and weather on survival of bighorn sheep lambs (*Ovis canadensis*). J. Zool. (Lond.) 245: 271-278.
- SÆTHER, B.-E. 1985. Annual variation in carcass weight of Norwegian moose in relation to climate along a latitudinal gradient. J. Wildl. Manage. 49: 977-983.
- SARRE, S., J.M. DEARN et A. GEORGES. 1994. The application of fluctuating asymmetry in the monitoring of animal populations. Pacific Cons. Biol. 1: 118-122.
- SOKAL, R.R. et F.J. ROHLF. 1981. Biometry. W.H. Freeman and Company, New York, 859 p.
- SOLBERG, E.J. et B.-E. SÆTHER. 1993. Fluctuating asymmetry in the antlers of moose (*Alces alces*): does it signal male quality? Proc. R. Soc. Lond. B 254: 251-255.
- SOLBERG, E.J. et B.-E. SÆTHER. 1994. Male traits as life-history variables: annual variation in body mass and antler size in moose (*Alces alces*). J. Mamm. 75: 1069-1079.
- SOULÉ, M.E. 1979. Heterozygosity and developmental stability: another look. Evolution 33: 396-401.
- SOULÉ, M.E. 1982. Allomeric variation. 1. The theory and some consequences. Am. Nat. 120: 751-764.
- SOULÉ, M.E. et J. CUZIN-ROUDY. 1982. Allomeric variation. 2. Developmental instability of extreme phenotypes. Am. Nat. 120: 765-786.
- UENO, H. 1994. Fluctuating asymmetry in relation to two fitness components, adult longevity and male mating success in ladybird beetle, *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). Ecol. Entomol. 19: 87-88.
- VALENTINE, D.W., M.E. SOULÉ et P. SAMOLLOW. 1973. Asymmetry analysis in fishes: a possible statistical indicator of environmental stress. Fish. Bull. 71: 357-370.
- VAN VALEN, L. 1962. A study of fluctuating asymmetry. Evolution 16: 125-142.
- WAYNE, R.K., W.S. MODI et S.J. O'BRIEN. 1986. Morphological variability and asymmetry in the cheetah (*Acinonyx jubatus*), a genetically uniform species. Evolution 40: 78-85.

WITTER, M.S. et J.P. SWADDLE. 1994. Fluctuating asymmetries, competition and dominance. *Proc. R. Soc. Lond. B* 256: 299-303.

ZAKHAROV, V.M. 1992. Population phenogenetics: analysis of developmental stability in natural populations. *Acta Zool. Fenn.* 191: 7-30.